MORPHOLOGIE UND EVOLUTION DES FLÜGELGELENKS DER COLEOPTERA UND NEUROPTERIDA

von

THOMAS HÖRNSCHEMEYER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 43
1998

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den "Bonner zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten sind an die Schriftleitung zu richten; Bestellungen und Tauschangebote bitte an die Bibliothek des Instituts.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in "Bonner zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication should be addressed to the editor. Purchase orders and requests for exchange please address to the library of the institute.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop long pour être inclus dans les "Bonner zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernante des manuscrits pour cette série doit être adressée à l'éditeur. Commandes et demandes pour échanges adresser à la bibliothèque de l'institute, s. v. p.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 43, 1998

Preis: 32.– DM

Schriftleitung/Editor: G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150-164, D-53113 Bonn, Germany

Druck: JF CARTHAUS, Bonn

ISBN 3-925382-47-X

ISSN 0302-671 X

MORPHOLOGIE UND EVOLUTION DES FLÜGELGELENKS DER COLEOPTERA UND NEUROPTERIDA

von
THOMAS HÖRNSCHEMEYER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 43
1998

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Georg-August-Universität zu Göttingen

Referent: Prof. Dr. Rainer Willmann
Koreferent: Prof. Dr. Ulrich Ehlers

Tag der mündlichen Prüfung: 4.11.1997

Die Deutsche Bibliothek — CIP-Einheitsaufnahme

Hörnschemeyer, T.:

Morphologie und Evolution der Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida / von Thomas Hörnschemeyer. Hrsg.: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn. — Bonn: Zoologisches Forschungsinst. und Museum Alexander Koenig, 1998

(Bonner zoologische Monographien ; Nr. 43)

Zugl.: Göttingen, Univ., Diss., 1997

ISBN 3-925382-47-X

DBN: 95.368915.8

S SG: **32**

197

INHALT

EINLEITUNG

Die Basis des Insektenflügels hat eine Vielzahl von Funktionen zu erfüllen. In ihr liegt einerseits das Gelenk für den Flügelschlag, gleichzeitig aber finden sich hier auch Elemente, über die eine Feinjustierung der Flügel, wie z.B. die Veränderung des Anstellwinkels, erfolgen kann. Zusätzlich zu diesen direkt den Flug betreffenden Funktionen haben die Neoptera die Fähigkeit, die Flügel über dem Abdomen zusammenzulegen. Auch dafür hat die Flügelbasis spezielle Strukturen, die sowohl die notwendige Beweglichkeit schaffen, als auch einen Arretierungsmechanismus bereitstellen, der in der Ruhe- und in der Flugstellung für die erforderliche Fixierung des Flügels sorgt. Aus diesen komplexen und teilweise widersprüchlichen Funktionen ergibt sich zwangsläufig eine komplizierte Struktur der beteiligten Skelettelemente.

In Anbetracht der Bedeutung der Flügelbasis für die Funktionsfähigkeit der Flügel und damit für die Evolution des Insektenfluges ist es verwunderlich, daß sich nur relativ wenige Arbeiten intensiver mit diesen Strukturen beschäftigen. Die Aderung der Flügel (z.B. Roger 1875, Adolph 1879, Redtenbacher 1886, Comstock & Needham 1898, 1899, Orchymont 1920, 1921, Forbes 1922, 1943, Hamilton 1972a, 1972b, Wallace 1971, Wallace & Fox 1975, Wootton 1979, Kukalová-Peck & Lawrence 1993) und die Muskulatur und das Skelett des Thorax (z.B. Snodgrass 1908, 1927, Weber 1927a, 1927b, Maki 1938, Larsén 1966, Matsuda 1970, Pringle 1976) sind seit jeher Gegenstand umfassender Untersuchungen. Die zwischen Flügel und Thorax vermittelnden Elemente werden dabei aber oft ausgeklammert oder nur beiläufig erwähnt. Untersuchungen, die sich gezielt mit der Flügelbasis auseinandersetzen, wurden z.B. von Snodgrass (1908, 1909), Stellwaag (1914), Crampton (1918), Tannert (1958), Onesto (1959a, 1959b, 1960, 1961, 1963, 1965), Pfau (1977, 1986, 1991) und Schneider (1978, 1987) vorgelegt. Besonders umfassende Arbeiten zu Struktur, Funktion und Evolution des Flugapparates wurden von Brodskiy (1979a, 1979b, 1986, 1987, 1988, 1992, 1994) verfaßt. Untersuchungen der Flügelbasis, die eine Analyse der Phylogenie der für die vorliegende Darstellung bearbeiteten Taxa zum Ziel haben (Kukalová-Peck & Lawrence 1993, Brown 1991, Brown, Scholtz & Kukalová-Peck 1993, Brown & Scholtz 1994, 1995, 1996), stammen erst aus jüngster Zeit und beschränken sich auf die Coleoptera bzw. auf Teilgruppen der Coleoptera.

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, über eine Rekonstruktion der Grundmuster des Flügelgelenks der Neoptera und der Holometabola Aufschlüsse hinsichtlich der Evolution der Gelenkstrukturen innerhalb der Holometabola zu gewinnen. Im Zentrum stehen dabei die Coleoptera und Neuropterida. Sie gelten als sehr alte Teilgruppen der Holometabola, und zum Teil werden bei ihnen relativ ursprüngliche Verhältnisse in der Flügelbasis erwartet. Nach der Ansicht mancher Autoren sind die Coleoptera und Neuropterida Schwestergruppen, obwohl man zugeben muß, daß die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Großgruppen der Holometabola noch wenig verstanden sind. Alles in allem aber sind die Coleoptera und Neuropterida Taxa, aus deren Untersuchung entscheidende Hinweise auf das Grundmuster der Flügelgelenkung der Holometabola zu erwarten sind. Daher wurde im Zuge dieser Arbeit die Morphologie der Flügelgelenksklerite und die relative Lage der einzelnen Skelettelemente zueinander untersucht.

DANKSAGUNG

Mein herzlicher Dank gilt Prof. Dr. Rainer Willmann für seine umfassende Unterstützung meiner Arbeit in der Arbeitsgruppe Morphologie und Systematik des II. Zoologischen Instituts.

Für anregende Diskussionen bedanke ich mich bei allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe, besonders bei Dr. Gert Tröster und Dr. Jes Rust.

Den technischen Assistentinnen des Instituts danke ich für die Unterstützung des praktischen Teils der Arbeit. Besonders Frau R. Grahneis stand mir jederzeit mit Rat und Tat zur Seite.

Prof. Dr. U. Ehlers danke ich für seine Bereitschaft, sich als Zweitgutachter zur Verfügung zu stellen. Prof. Dr. M. Schaefer half mit der Erstellung eines Gutachtens bei der Erlangung eines DAAD-Stipendiums.

Dr. habil. R.G. Beutel (FSU Jena) und Dr. M. Schmitt (Museum Alexander Koenig, Bonn) gilt mein Dank für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials waren Dr. habil. R.G. Beutel (FSU Jena), Prof. Dr. J.F. Lawrence (CSIRO, Canberra, Australien), sowie Dr. G.N. House und Dr. W.E. Steiner (Smithsonian Institution, Washington, USA) besonders hilfreich, da sie mir seltenes Material der Archostemata und Myxophaga zur Untersuchung überließen. Dafür gebührt ihnen mein besonderer Dank. Außerdem danke ich für die Überlassung von Untersuchungsmaterial Dr. H. Pohl (TU Darmstadt), Dr. M. Schmitt und Dr. T. Wagner (Museum Alexander Koenig, Bonn), Dr. F.-T. Krell (Universität Tübingen), Dr. J. Hevers (Staatliches Naturhistorisches Museum, Braunschweig), Prof. Dr. R. Willmann, Dr. Michael Ohl (Humboldt Universität Berlin) und Dipl.-Biol. V. Mauss (Universität Bonn).

Für die freundliche Aufnahme und die vielseitige Unterstützung während meines Aufenthaltes an der Montana State University in Bozeman, USA, bedanke ich mit herzlich bei Prof. Dr. Michael A. Ivie und seiner Familie sowie bei Prof. Dr. Richard Hurley. Die Sammelreise in die USA wurde mir durch ein Kurzstipendium des DAAD (Kennziffer D/96/05967) ermöglicht.

Mein herzlicher Dank gilt Sonja Wedmann für ihre Geduld, Kritik und tatkräftige Hilfe, wann immer dies nötig war.

Abschließend möchte ich mich bei meinen Eltern bedanken, ohne deren Unterstützung diese Arbeit kaum hätte entstehen können.

MATERIAL UND METHODEN

Präparation

Für die Untersuchungen wurden ausschließlich in 80%-igem Alkohol oder in Bouin'scher Lösung (Romeis 1968) fixierte Tiere verwendet. Versuche mit getrockneten Insekten, die unter hoher Luftfeuchtigkeit wieder aufgeweicht wurden, ergaben keine verwertbaren Ergebnisse, da die feinen Strukturen der Flügelbasis beim Aufspannen der Flügel in der Regel stark beschädigt wurden.

Die Untersuchung der Flügelbasis erfolgte hauptsächlich in freier Präparation direkt am Objekt. Dazu wurden die Tiere mit aufgespannten Flügeln für ein bis drei Tage in Bouin fixiert. Das Aufspannen der Flügel erfolgte sofort nach dem Abtöten der Tiere in Bouin, da dann die Muskulatur noch geschmeidig war. Wenn nur die Skelettelemente untersucht

werden sollten, konnten auch Tiere genutzt werden, deren Flügel erst einige Zeit nach dem Abtöten und Fixieren aufgespannt worden waren. Eine gute Fixierung der zu untersuchenden Tiere ist unerläßlich, da bei schlecht fixiertem Gewebe die Sklerite während der Präparation leicht ihre natürliche Lage verlieren.

Für die Präparation stand ein Zeiss Stereomikroskop mit Zeichenspiegel und Fotoeinrichtung zur Verfügung. Für die Untersuchung im Rasterelektronenmikroskop (REM) wurden die Objekte über die Alkoholreihe entwässert, am Kritischen Punkt getrocknet und mit Gold besputtert.

Histologische Schnitte

Für die Anfertigung histologischer Schnitte wurden ausschließlich Bouin-fixierte Tiere verwendet. Die Kutikula aller für die Herstellung von Schnittserien bestimmten Objekte wurde in Diaphanol (Romeis 1968) erweicht.

Besonders kleine Objekte wurden in Kunstharz (Araldit) eingebettet. Die Polymerisation erfolgte in einem evakuierbaren Heizschrank. Mit Glasmessern wurden Schnitte von 5μm Dicke angefertigt. Die fertigen Schnitte wurden mit Toluidinblau-Lösung (0,1% Toluidinblau in 2,5% Natriumcarbonat) angefärbt.

Größere Objekte wurden in Paraplast eingebettet. In reinem Paraffin und in reinem Paraplast wurden die Objekte jeweils für eine Stunde bei 60°C ins Vakuum gestellt, um sämtliche Luft aus den Präparaten zu entfernen. Geschnitten wurden die in Paraplast eingebetteten Objekte mit C- und D-Stahlmessern. Die Schnittdicke betrug zwischen 5 μm und 10μm. Die Schnitte wurden mit der Azanfärbung nach Romeis (1968) angefärbt.

Für das Betrachten, Zeichnen und Fotografieren der Schnitte standen ein Zeiss Axioskop mit Zeichenspiegel und ein Zeiss Axiophot zur Verfügung. Die Zeichnungen wurden mit den Rechenanlagen der Gesellschaft für wissenschaftliche Datenverarbeitung Göttingen (GWDG) nachbearbeitet.

Die Abbildungen mit den morphologischen Details der untersuchten Arten (Abb.8 bis 85) sind am Ende des Buches zur besseren Vergleichbarkeit zusammengefaßt.

Methode der Verwandtschaftsanalyse

Die Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse erfolgte nach der Methode der strikt phylogenetischen Systematik nach Hennig (1950, 1966, 1969, 1982). Die Leserichtung der Mermale wurde über den Außengruppenvergleich (Watrous & Wheeler 1981, Farris 198? Nixon & Carpenter 1993) bestimmt. Für die Computeranalyse wurde das Programm PAUP 3.1 (Swofford 1993) benutzt.

Untersuchte Taxa

Die Teilgruppen der Coleoptera sind entsprechend dem System von Lawrence & Newton (1995) angeordnet.

Aus den folgenden Taxa wurden, soweit verfügbar, jeweils mehrere Individuen untersucht:

Heteroptera
Coreidae Leach, 1815: *Coreus marginatus* (L., 1758)

Plecoptera
Perlodidae Klap., 1909: Gen. sp.

Coleoptera
Archostemata
Micromalthidae Barber, 1913: *Micromalthus debilis* LeConte, 1878.
Cupedidae Lap., 1836: *Cupes capitatus* F., 1801, *Distocupes varians* (Lea, 1902), *Priacma serrata* (LeConte, 1861), *Tenomerga concolor* (Westw., 1830).
Adephaga
Dytiscidae Leach, 1815: *Dytiscus marginalis* L., 1758.
Carabidae Latr., 1802: *Amara* sp., *Harpalus cordatus* (Duft., 1812), *Harpalus* sp., *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Pterostichus metallicus* (F., 1792), *Cicindela lunulata* F., 1781.
Myxophaga
Hydroscaphidae LeConte, 1874: *Hydroscapha* sp..
Microsporidae Crotch, 1873: *Microsporus* sp..
Polyphaga
Hydrophilidae Latr., 1802: *Anacaena limbata* (F., 1792), *Helophorus* sp., *Hydrophilus piceus* (L., 1758).
Silphidae Latr., 1807: *Blitophaga opaca* (L., 1758), *Nicrophorus investigator* (Zett., 1824), *Nicrophorus vespilloides* (Hbst., 1783), *Oeceoptoma thoracica* (L., 1758).
Staphylinidae Latr., 1802: *Ontholestes murinus* (L., 1758), *Quedius* sp..
Lucanidae Latr., 1804: *Sinodendron cylindricum* (L., 1758).
Scarabaeidae Latr., 1802: *Aphodius* sp., *Cetonia* cf. *aurata* (L., 1761), *Phyllopertha horticula* (L., 1758).
Buprestidae Leach, 1815: *Anthaxia* sp., *Chalcophora mariana* (L., 1758).
Byrrhidae Latr., 1804: *Byrrhus* sp..
Elateridae Leach, 1815: *Agrypnus murinus* (L., 1758), *Argiotes pilosellus* (Schönh., 1817), *Denticollis linearis* (L., 1758), *Elater* cf. *ferrugineus* L., 1758, *Hemicrepidius niger* (F., 1792), *Hypnoidus* sp..
Lampyridae Latr., 1817: *Lamprohiza splendidula* (L., 1767).
Cantharidae Imhoff, 1856 (1815): *Cantharis nigricans* (Müll., 1776), *Cantharis pellucida* F., 1792.
Dermestidae Latr., 1804: *Dermestes lardarius* L., 1758.
Lymexylonidae Fleming, 1821: *Hylecoetus dermestoides* (L., 1761).
Cleridae Latr., 1802: *Thanasimus formicarius* (L., 1758), *Trichodes* sp..
Melyridae Leach, 1815: *Dasytes plumbeus* (Müll., 1776), *Malachius bipustulatus* (L., 1758), *Malachius* sp..
Coccinellidae Latr., 1807: *Calvia quatuordecimguttata* (L., 1758), *Coccinella septempunctata* L., 1758.
Tenebrionidae Latr., 1802: *Tenebrio molitor* L., 1758.
Meloidae Gyllenhal, 1810: *Lytta vesicatoria* (L., 1758).
Pyrochroidae Latr., 1807: *Schizotus* sp..
Cerambycidae Latr., 1802: *Rhagium mordax* (Geer, 1775), *Clytus arietis* (L., 1758), *Agapanthia villosoviridescens* (Geer, 1775), *Dinoptera collaris* (L., 1758), *Strangalia melanura* (L., 1758), *Gaurotes virginea* (L., 1758).
Chrysomelidae Latr., 1802: *Agelastica alni* (L., 1758), *Cassida* sp., *Crioceris asparagi* (L., 1758), *Leptinotarsa decimlineata* (Say, 1824), *Chrysomela populi* (L., 1758).
Curculionidae Latr., 1802: *Furcipus rectirostris* (L., 1758), *Otiorhynchus* sp., *Phyllobius* sp.1, *Phyllobius* sp.2, *Chlorophanus* sp..

Neuropterida

Megaloptera
Corydalidae Leach, 1815: *Chauliodes rastricornis* Rambur, 1842, *Corydalus cornutus* (L., 1758).
Sialidae Leach, 1815: *Sialis lutaria* (L., 1758).

Raphidioptera
Raphidiidae Latr., 1810: *Raphidia ophiopsis* L., 1758, *Agulla adnixa* Hagen, 1861.
Planipennia
Chrysopidae Hagen, 1866: *Chrysopa perla* (L., 1758), *Chrysotropia ciliata* (Wesm., 1841).

Myrmeleonidae Latr., 1804: *Cueta beieri* Asp. & Asp., 1964.
Osmylidae Leach, 1815: *Osmylus fluvicephalus* (Scop., 1763).

Mecoptera

Panorpidae Steph., 1836: *Panorpa communis* L., 1758, *Panorpa germanica* L., 1758.

Trichoptera

Philopotamidae Steph., 1829: *Wormaldia copiosa* McLachl., 1868.

Strepsiptera

Elenchidae Perkins, 1905: *Elenchus* sp.

Abkürzungen

(a) = Achse durch die Spitze des ANP und die Basis des PNP
(b) = Achse durch die Spitzen von ANP und PNP
A = Analader
1Ax = erstes Axillare
2Ax = zweites Axillare
3Ax = drittes Axillare
4Ax = viertes Axillare
AMD = Muskelplatte, axillary muscle disc
ANP = vorderer Flügelgelenkfortsatz des Notum, anterior notal wing process
AxC = axillary cord
Ba = Basalare
BaRK = Rastknopf des Basalare
BC = Basis der Costa
BR = Basiradiale
BSc = Basis der Subcosta
cF2Ax = caudaler Fortsatz des 2Ax
C = Costa
Cu = Cubitus
DMP = distale Medianplatte, distal median plate
Epm = Epimeron
Eps = Episternum
F = Fulcrum = Gelenkkopf des PWP
H = Humeralplatte
M = Media
MNP = mittlerer Flügelgelenkfortsatz des Notum, median notal wing process
N = Notum
PlS = Pleuralnaht, pleural suture
PMP = proximale Medianplatte, proximal median plate
PN = Postnotum
PNP = hinterer Flügelgelenkfortsatz des Notum, posterior notal wing process
Poab = Postalarbrücke, Postalararm, postalar bridge
PRA = Praealarsklerit
Prab = Praealarbrücke, Praealararm, prealar bridge
PWP = pleuraler Flügelgelenkfortsatz, pleural wing process
R = Radius
Sc = Subcosta
Sb = Subalare
Tg = Tegula

Bei der Benennung der Muskeln folge ich der Nomenklatur von Matsuda (1970).

Die von Brown & Scholtz (1994) eingeführten Bezeichnungen der Sklerite des Flügelgelenks finden hier keine Anwendung. Die von ihnen benutzte Nomenklatur basiert auf der

Interpretation der Flügelgelenksklerite durch Kukalová-Peck (1983, 1991), deren Ergebnisse auf Untersuchungen fossil überlieferter Flügelgelenke beruhen. Da diese Interpretationen umstritten sind und durch Beobachtungen an rezenten Taxa nicht bestätigt werden, benutze ich neutrale Beschreibungen bzw. die Nomenklatur nach Snodgrass (1935).

DIE SKELETTELEMENTE DER NEOPTEREN FLÜGELBASIS

Das Flügelgelenk der Neoptera besteht aus folgenden Elementen, die in allen Taxa wiederzufinden sind (Snodgrass 1909, 1927):

Das Notum bildet in der Regel drei Fortsätze aus, über die die Verbindung zu den Sklerit-elementen der Flügelmembran hergestellt wird (Abb.1). Der vordere und der mittlere Gelenkfortsatz des Notum (ANP bzw. MNP) artikulieren mit dem ersten Axillare (1Ax). Der hintere notale Gelenkfortsatz (PNP) steht mit dem dritten Axillare (3Ax) in gelenkiger Verbindung. Hinter dem PNP setzt der verstärkte Flügelhinterrand als axillary cord (AxC) am Notum an.

Der Vorderrand des Notum (Praescutum) kann lateral einen Fortsatz tragen, der dann nach ventral umgebogen ist und mit dem Episternum (Eps) in Verbindung steht. Dieser Fortsatz wird als Praealararm oder Praealarbrücke (Prab) bezeichnet (Abb.1, 2). Das Postnotum bildet in der Regel ebenfalls einen seitlichen Fortsatz aus, der oft direkt in das Epimeron übergeht. Dieser Fortsatz wird als Postalarbrücke (Poab) bezeichnet (Abb.1, 2).

Der Vorderrand des Notum (Praescutum) kann lateral einen Fortsatz tragen, der dann nach ventral umgebogen ist und mit dem Episternum (Eps) in Verbindung steht. Dieser Fortsatz wird als Praealararm oder Praealarbrücke (Prab) bezeichnet (Abb.1, 2). Das Postnotum bildet in der Regel ebenfalls einen seitlichen Fortsatz aus, der oft direkt in das Epimeron übergeht. Dieser Fortsatz wird als Postalarbrücke (Poab) bezeichnet (Abb.1, 2).

Distal an die vorderen beiden Fortsätze des Notum schließt das 1Ax an (Abb.1). Von dessen vorderem distalen Rand geht die Basis der Subcosta ab, an den mittleren und

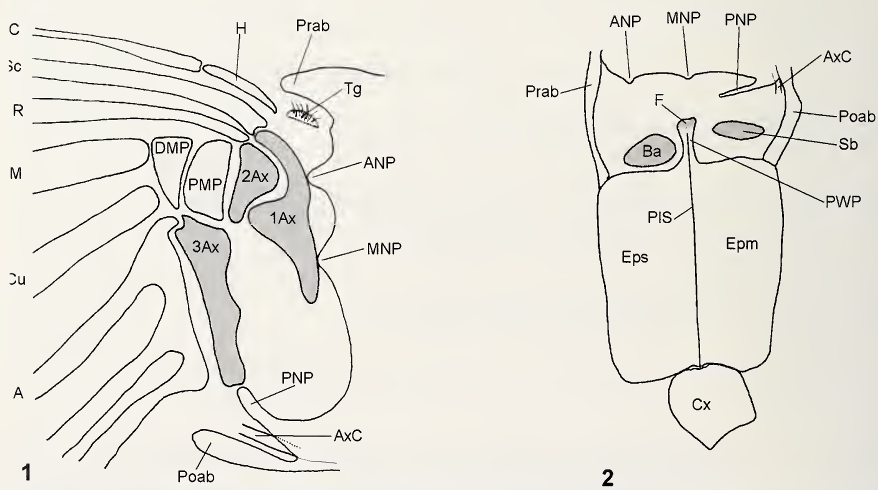
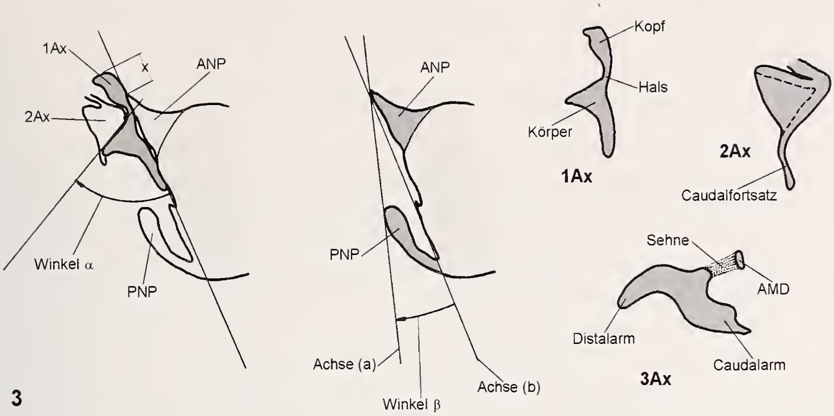


Abb. 1,2: Skelettelemente der neopteren Flügelbasis. 1: Ansicht von dorsal. 2: Ansicht von lateral ohne Flügel und Axillarsklerite



3

Abb.3: Schema zur Erläuterung der an der Flügelbasis gemessenen Winkel und Strecken sowie der Benennung der Teilbereiche der Axillarsklerite

hinteren distalen Rand ist das zweite Axillare (2Ax) dicht angelagert. Vom vorderen Bereich des 2Ax entspringt die Basis des Radius.

Dem hinteren Gelenkfortsatz des Notum (PNP) ist das 3Ax angeschlossen, von dem die Analadern ausgehen. In einigen Taxa findet sich zwischen PNP und 3Ax ein weiteres Sklerit, welches dann als viertes Axillare (4Ax) bezeichnet wird. Zwischen 3Ax und 2Ax vermittelt die proximale Medianplatte (PMP), an welche die distale Medianplatte (DMP) anschließt, von der Media und Cubitus abgehen.

Am Übergang des Flügelvorderrandes zum Notum finden sich an der Basis der Costa die Humeralplatte (H) und zwischen dieser und dem Notum die in der Regel schwach sklerotisierte und mit feinen Borsten besetzte Tegula (Tg) (Abb.1).

Zur Flügelgelenkung gehörende Elemente der Körperseitenwand (Abb.2) sind das Basalare (Ba), das unter dem ANP liegt, das Subalare (Sb), das unter dem PNP liegt, und der pleurale Flügelgelenkfortsatz (PWP), der als dorsale Verlängerung der Pleuralleiste ausgebildet ist. Der PWP liegt zwischen Ba und Sb und bildet den Gelenkkopf (Fulcrum, F) aus, auf dem in der Regel das 2Ax ruht.

ERGEBNISSE

Coleoptera

Aus den Coleoptera wurden fünf Arten der Archostemata, sieben Arten der Adephaga, zwei Arten der Myxophaga und 53 Arten der Polyphaga untersucht.

Das Flügelgelenk der Coleoptera weist alle zu erwartenden Elemente auf (s.o.). Die Axillarsklerite sind sehr kräftig und im Verhältnis zum Notum besonders groß ausgebildet. Das 1Ax ist deutlich in einen verbreiterten Kopf, einen schmalen Hals und einen großflächigen Körper gegliedert. Der basale Bereich des Basalare ist relativ schmal und gegen den erweiterten, komplex gestalteten Kopf deutlich abgesetzt. Mit Ausnahme der Archostemata liegt das Fulcrum bei den Coleoptera unter dem Kopf-Hals-Bereich des ersten Axillare.

Archostemata

Cupedidae

Material: *Cupes capitatus*, *Tenomerga concolor*, *Distocupes varians*, *Priacma serrata*

Notum (Abb.8, 11, 13, 16A)

Der vordere Gelenkfortsatz des Notum (ANP) ist sehr lang und spitz dreieckig ausgezogen. Die Spitze des ANP liegt deutlich vor dem cranialen Rand des Notum. Der mittlere Gelenkfortsatz (MNP) ist klein und nur durch eine leichte Einbuchtung des Notumseitenrandes hervorgehoben. Der hintere Gelenkfortsatz (PNP) ist lang ausgezogen und distal zumindest leicht verbreitert. Das Ende des PNP liegt auf gleicher Höhe oder etwas craniad des MNP. Es ist durch einen Streifen kräftig ausgebildeter Membran mit dem Subalare verbunden. Ein weiteres Band stellt die Verbindung zum caudalen Fortsatz des zweiten Axillare (2Ax) her. Bei *Cupes*, *Tenomerga* und *Distocupes* ist der PNP am Ende geringer sklerotisiert als an der Basis. Die Achsen (a) und (b) durch das Ende und die Basis des PNP (Abb.3, Tab.1) schließen einen Winkel β von ca. 40° ein. Dabei liegt das Ende des ANP weiter distal als das Ende des PNP. In beiden Fällen bildet *Priacma* eine Ausnahme: hier beträgt der Winkel β nur ca. 30° und die Spitze des PNP liegt weiter distal als die Spitze des ANP.

Axillar-Region (Abb.8, 11, 13, 16A)

Das erste Axillare (1Ax) ist dem ANP angelagert; es ist eine Sklerotisierung der dorsalen Flügelmembran. Kopf und Hals des 1Ax liegen dorsad des ANP. Die Spitze des ANP trifft etwa in der Mitte des Kopfes auf das 1Ax. Der proximale Rand des Körpers des 1Ax liegt unterhalb des Notumrandes. Das 1Ax hat keinen Kontakt zum MNP. Der Kopf des 1Ax ist relativ breit. Sein Vorderrand ist schmal nach ventral umgeschlagen und weist in der Regel eine flache Einkerbung auf, die bei geöffnetem Flügel einen entsprechenden Fortsatz der Basis der Subcosta aufnimmt. Bei *Priacma* ist der Kopfvorderrand nahezu gerade. Im hinteren Bereich ist der Kopf des 1Ax von *Priacma* deutlich breiter als bei den anderen Archostemata. Ventral hat die distale Kante des Kopfes eine kleine Aussparung, die dem Gelenkkopf des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (F) aufliegt. Bei allen untersuchten Archostemata ist der Hals des 1Ax im Verhältnis zu Kopf und Körper ausgesprochen schmal. Er ist von distad her stark eingezogen. In die so geformte Bucht des 1Ax ist das 2Ax eingepaßt. Der Körper des 1Ax ist asymmetrisch ausgebildet. An der dem Notum anliegenden Seite trägt er einen nach caudal gerichteten fingerförmigen Fortsatz, der ca. drei Achtel der Gesamtlänge des 1Ax ausmacht. Die dem 2Ax zugewandte Kante ist leicht konvex. Der Winkel α zwischen der Gelenkachse von 1Ax und Notum und der disto-cranialen Kante des Körpers des 1Ax ist größer als 50° (Abb.3, Tab.1).

Das zweite Axillare (2Ax) ist annähernd dreieckig geformt. Es ist so in die distale Bucht zwischen Kopf, Hals und Körper des 1Ax eingepaßt, daß eine Spitze zum Notum weist. Die Verbindung zwischen erstem und zweitem Axillare ist ausgesprochen fest und erlaubt nur sehr geringe Bewegungen der beiden Sklerite gegeneinander. Die proximale Spitze des 2Ax liegt auf dem Gelenkkopf des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (F). Das 2Ax ist ein von der dorsalen zur ventralen Flügelmembran durchgängig sklerotisiertes Element. Der dorsale Bereich des 2Ax besteht aus einer Hauptregion, die V-förmig den proximo-cranialen und den proximo-caudalen Rand beinhaltet. Dieser Bereich ist sehr stark sklerotisiert. Die von der Hauptregion eingeschlossene Fläche kann schwächer sklerotisiert sein und ist gegen die Ränder leicht abgesenkt. Der proximo-caudale Rand ist caudad verlängert und

durch ein Band derber Membran mit dem PNP verbunden. Ventral hat das 2Ax einen vom hinteren Rand ausgehenden kurzen, kräftigen Fortsatz, von dem ein Band zum Hals des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes zieht.

Dorsal an der proximalen Spitze des 2Ax inseriert das Basiradiale (BR). Es ist bei allen untersuchten Cupedidae lang und schmal und gut sklerotisiert. Von der Spitze des 2Ax zieht das BR nach disto-cranial in Richtung der Basis der Subcosta. Subcosta und Radius liegen hier dicht nebeneinander, sind aber nicht verschmolzen. Das Basiradiale ist eine Sklerotisierung der dorsalen Flügelmembran.

Das dritte Axillare (3Ax) ist eine Sklerotisierung der ventralen und dorsalen Flügelmembran. Es besteht aus einem bei geöffnetem Flügel quer zur Körperlängsachse liegenden Bereich, dessen distales Ende zugespitzt und leicht nach caudal umgebogen ist. Über diesen Bereich läuft eine nach proximal höher werdende Aufwölbung, an der ein Band ansetzt, das zu einer kleinen Muskelplatte (AMD) in der Membran zwischen 1Ax und 3Ax zieht. Das 3Ax setzt sich in einen nach proximo-caudal weisenden Arm fort, der membranös mit dem PNP verbunden ist. Die Außenkante dieses Armes ist einfach, die Innenkante S-förmig geschwungen.

Die Medianplatten sind innerhalb der Cupedidae unterschiedlich ausgebildet. Bei *Priacma* sind zwei deutlich differenzierte Medianplatten vorhanden. Die proximale (PMP) liegt zwischen 2Ax und 3Ax, direkt neben der distalen Spitze des Körpers des 1Ax. Craniad der PMP schließt sich die distale Medianplatte (DMP) an. Von dieser gehen zwei Adern ab (Media (M) und Cubitus (Cu)). Beide Medianplatten sind annähernd gleich groß und ähnlich geformt. Bei *Tenomerga* sind die Medianplatten proximal verschmolzen. Die PMP ist deutlich schmaler als die DMP. Nur die Basis des Cubitus hat direkten Kontakt zur DMP. Die Basis der Media ist als kurzer Stumpf neben dem Kreuzungspunkt von Radius, Media und Cubitus erkennbar. Bei *Distocupes* ist der proximale Bereich der DMP reduziert. Weder Media noch Cubitus haben direkten Kontakt zur DMP. Die Media ist soweit verkürzt, daß sie den Kreuzungspunkt von Radius und Cubitus nicht erreicht. Bei *Cupes* sind die Medianplatten, ähnlich wie bei *Tenomerga*, proximal verschmolzen. Die PMP ist sehr schmal. Die Basen von Media und Cubitus sind schwach sklerotisiert. Die Media erreicht den Kreuzungspunkt von Radius und Cubitus nicht.

Pleural-Region (Abb.9, 10, 12, 14, 15, 16B)

Der pleurale Flügelgelenkfortsatz (PWP) wird überwiegend vom Epimeron gebildet. Der Anteil des Episternum beschränkt sich auf einen schmalen Streifen an der Vorderkante des PWP. Das Fulcrum ist bei *Cupes*, *Tenomerga* und *Distocupes* kurz und proximal abgeschrägt. Dadurch ist die Auflagefläche sehr klein. Dem Gelenkkopf liegt die proximale Spitze des 2Ax auf. Bei *Priacma* ist das Fulcrum verlängert, so daß es nicht allein vom 2Ax überdeckt werden kann. Seinem vorderen Drittel liegt der Kopf des 1Ax auf. Bei allen untersuchten Cupedidae befindet sich etwas unterhalb des Gelenkkopfes eine flache Einbuchtung, an der ein Band ansetzt, das den PWP mit dem 2Ax verbindet.

Das Basalare (Ba) liegt vor dem PWP und ist durch einen schmalen Membranstreifen von ihm getrennt. Das ventrale Ende des Basalare ist mit dem Episternum verschmolzen. Kurz unterhalb des Fulcrum bildet das Basalare einen komplex strukturierten Kopf aus, der aus einer nach außen gerichteten großen, blasigen Erweiterung und einem nach vorn oben gerichteten löffelförmigen Fortsatz besteht. Die Spitze dieses Fortsatzes liegt etwa auf gleicher Höhe wie der Gelenkkopf des PWP. Der craniale Fortsatz ist durch einen derben Membranstreifen fest mit der Vorderkante des Flügels verbunden (Basis der Costa / Hume-

ralplatte / Basis der Subcosta). Die laterale Vorwölbung dient zusammen mit entsprechenden Strukturen der ventralen Sc-Basis der Fixierung des Flügels in geöffnetem und in angelegtem Zustand. Von dieser breiten Kopfkonstruktion ausgehend verschmälert sich das Basalare schnell nach ventral.

In der Membran hinter dem PWP unterhalb des hinteren Gelenkfortsatzes des Notum (PNP) liegt das relativ große scheibenförmige Subalare (Sb). Es ist über Bänder (verstärkte Membranstreifen) mit dem PNP verbunden.

Micromalthidae

Material: *Micromalthus debilis*

Notum (Abb.17)

Die Ausbildung des Notum entspricht weitgehend den Verhältnissen bei den Cupedidae. Der MNP ist sehr klein und nur als kurzer nach vorn gerichteter Haken direkt hinter der caudalen Spitze des 1Ax vorhanden. Der PNP ist, ähnlich wie bei *Cupes, Tenomerga* und *Distocupes*, zum Apex hin geringer sklerotisiert. Im Unterschied zu den anderen Archostemata ist eine distale Verbreiterung des PNP nicht erkennbar.

Axillar-Region (Abb.17)

Auch die Elemente der Axillar-Region sind bei Micromalthidae und Cupedidae nahezu gleich gestaltet. Die proximale Spitze des 2Ax liegt auf dem Gelenkkopf des PWP auf. Bei *Micromalthus* ist das Basiradiale allerdings bis auf den Ursprung am 2Ax nicht sklerotisiert. Die distale Fläche des 2Ax ist ebenso wie der caudale Arm des 3Ax nur schwach sklerotisiert. Die Medianplatten sind nicht identifizierbar.

Pleural-Region

Das Fulcrum ist wie bei *Cupes*, *Distocupes* und *Tenomerga* sehr kurz. Es liegt unter der proximalen Spitze des 2Ax.

Adephaga

Dytiscidae

Material: *Dytiscus marginalis*

Notum (Abb.18A)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist relativ groß, flach ausgezogen und kräftig sklerotisiert. Das Ende des ANP ist schmal gerundet und reicht nur wenig weiter nach cranial als der Notumvorderrand. Craniad des mittleren Gelenkfortsatzes (MNP) ist der Notumseitenrand tief eingekerbt, so daß der MNP deutlich abgesetzt erscheint. Er überragt nicht den Seitenrand des Notum und ist stumpf zweispitzig ausgebildet. Der hintere Gelenkfortsatz (PNP) ist lang ausgezogen, proximal schmal und distal deutlich verbreitert. Der Winkel β zwischen der Spitze und der Basis des PNP mit Bezug zur Spitze des ANP beträgt ca. 25° (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.18A)

Das erste Axillare (1Ax) hat einen sehr breiten, massigen Kopf, der mit etwa einem Drittel seines proximalen Randes dem ANP aufliegt. Der Vorderrand ist nach ventral umgeschla-

gen und proximal in einen langen Zahn ausgezogen, der über Membranen gelenkig mit der Subcosta-Basis (BSc) und dem Basalare (Ba) verbunden ist. Der Vorderrand weist außerdem ein bis zwei senkrecht verlaufende Rippen auf, die sich bei geöffnetem Flügel mit der BSc verhaken. Der Hals des 1Ax ist im Verhältnis zu Kopf und Körper sehr kurz und schmal. Er liegt dem Gelenkkopf des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (F) auf. Durch den großen Unterschied in der Breite von Kopf, Hals und Körper ergibt sich eine schmale Bucht, in der das 2Ax liegt. Der Körper des 1Ax ist asymmetrisch, die proximale Hälfte ist wesentlich länger als die distale. Etwa zwei Drittel des proximalen Randes liegen unter dem Seitenrand des Notum. Der asymmetrische Teil des Körpers des 1Ax macht ca. zwei Fünftel der Gesamtlänge des 1Ax aus (Tab.1). Die disto-craniale Kante des Körpers des 1Ax ist leicht konvex. Der Winkel α zwischen der Achse durch den vorderen und den hinteren Kontaktpunkt von 1Ax und Notum und dem disto-cranialen Rand beträgt ca. 75°. Das Notum ist ca. 1,5 mal so lang wie das gesamte 1Ax.

Das 2Ax ist in die Bucht zwischen Kopf, Hals und Körper des 1Ax eingepaßt und durch schmale Membranstreifen fest mit dem 1Ax verbunden. Von der schmal gerundeten proximalen Spitze des 2Ax geht das lange, schmale und durchgehend sklerotisierte Basiradiale (BR) ab. Distal ist das 2Ax mit der proximalen Medianplatte (PMP) verschmolzen. Ventral hat das 2Ax einen lang ausgezogenen caudalen Fortsatz, an dem ein Band ansetzt, das die Verbindung zum PNP herstellt. Ein weiterer ventraler Fortsatz, der am proximo-caudalen Rand des 2Ax entspringt, ist zweihöckrig ausgebildet. Er liegt dicht am Halsbereich des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (PWP) und ist durch ein kurzes, breites Band mit dem PWP verbunden.

Das 3Ax ist kompakt und unregelmäßig geformt. Es hat einen kurzen caudalen Arm, an dessen distalem Ende sich eine kurze Gabelung befindet. Von der Mitte des proximalen Randes geht ein deutlich abgesetzter Fortsatz aus, an dem eine kurze Sehne ansetzt, die zu einer kleinen Muskelplatte (AMD) in der Membran zwischen 1Ax und 3Ax zieht. Die AMD ist der Insertionspunkt der Muskulatur des 3Ax.

Die proximale Medianplatte (PMP) ist gut abgegrenzt, ihr proximaler Rand ist mit dem 2Ax verschmolzen. Distal der PMP liegt eine etwa gleich große, sklerotisierte Fläche mit einem kurzen, proximalen Fortsatz, die als distale Medianplatte (DMP) interpretiert werden kann. Die Basis der Media ist als Stumpf an der Kreuzungsstelle von Radius, Media und Cubitus erkennbar und erreicht die DMP nicht. Die Basis des Cubitus ist stark erweitert.

Pleural-Region (Abb.18B)

Der Gelenkkopf des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (F) ist leicht länglich-oval geformt. Er erreicht nur ca. ein Zehntel der Länge des 1Ax und liegt unter dessen hinterem Halsbereich. Unterhalb des Fulcrum setzt ein Band an, das die Verbindung zum ventralen Fortsatz des 2Ax herstellt.

Vor dem PWP liegt das Basalare (Ba). Es ist basal mit dem Episternum verschmolzen und bildet dorsal kurz unterhalb des Fulcrum einen breiten, flachen Kopf aus, der dem PWP dicht angelagert ist. Cranial hat es einen langen, nach dorsal gerichteten, flachen Anhang, der mit dem basalen Vorderrand des Flügels (Costabasis/Humeralplatte) verbunden ist.

In der Membran hinter dem PWP und direkt unterhalb des PNP liegt das große plattenförmige Subalare (Sb). Es ist durch einen schmalen Membranstreifen mit dem PNP verbunden.

Carabidae: Cicindelinae

Material: *Cicindela lunulata*

Notum (Abb.19)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist annähernd dreieckig, flach ausgezogen und gut sklerotisiert. Die Spitze liegt deutlich hinter dem Vorderrand des Notum. Der Berührungspunkt zwischen ANP und 1Ax befindet sich nur knapp hinter der Vorderkante des 1Ax-Kopfes. Der mittlere Gelenkfortsatz (MNP) wird durch eine vor ihm liegende tiefe Einkerbung des Notum deutlich abgesetzt. Der Fortsatz selbst ist breit, mit je einer vorderen und einer hinteren Spitze. Das caudale Ende des 1Ax ist durch einen schmalen Membranstreifen mit dem MNP verbunden. Der hintere Gelenkfortsatz (PNP) ist basal sehr schlank und verbreitert sich distal. Der distale Rand des PNP ist flach eingekerbt, so daß ein kleiner vorderer und ein großer hinterer Zahn entstehen. Der PNP ist über eine derbe Membran mit dem hinteren Fortsatz des 2Ax und dem caudalen Arm des 3Ax verbunden. Der Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3, Tab.1) beträgt ca. 27°.

Axillar-Region (Abb.19, 21B)

Das 1Ax hat einen sehr breiten Kopf, dessen nach ventral umgeschlagener Vorderrand drei Einkerbungen aufweist, die sich bei geöffnetem Flügel mit entsprechenden Strukturen der Subcosta-Basis verhaken. Der proximale Bereich des Vorderrandes ist zusätzlich in einen langen, ventral weisenden Zahn ausgezogen, der durch Membranen mit der Basis der Subcosta und dem Basalare verbunden ist. Der Kopf des 1Ax geht rasch in den verhältnismäßig schmalen Hals über, dessen hinterer Bereich auf dem Fulcrum (F) liegt. Gegen den Körper ist der Hals durch eine kleine Einkerbung des distalen Randes deutlich abgegrenzt. Kopf und Hals liegen etwas höher als der ANP. Der Kopf des 1Ax ist wenig über den Rand des ANP geschoben. Der Körper des 1Ax ist asymmetrisch, er verschmälert sich ausgehend von seiner breitesten Stelle schräg nach proximo-caudal. Seine proximale Kante ist fast über ihre gesamte Länge unter den Rand des Notum geschoben. Die disto-craniale Kante des Skleritkörpers ist deutlich konvex, die distale Spitze ist nach hinten umgebogen. Die disto-craniale Kante und die Achse durch den vorderen und den hinteren Kontaktpunkt von 1Ax und Notum schließen einen Winkel von ca. 56° ein. Der abgeschrägte Teil des 1Ax-Körpers macht etwa zwei Fünftel der Gesamtlänge des 1Ax aus (Tab.1). Durch das rasche Schmalerwerden des 1Ax-Kopfes entsteht zwischen Kopf, Hals und Körper eine relativ große Bucht, in der das zweite Axillare liegt.

Das 2Ax ist proximal breit gerundet. Nach caudal läuft es in einen relativ langen spitzen Fortsatz aus, der bis in die ventrale Flügelmembran sklerotisiert und durch ein Band mit dem PNP verbunden ist. Cranial ist ein Rest des Basiradiale (BR) als kurzer Stumpf vorhanden. Ventral hat das 2Ax einen kräftigen Fortsatz, dessen Ende zweihöckrig ausgebildet ist. Dieser Fortsatz liegt dicht hinter dem PWP unterhalb des Fulcrum und ist mit diesem durch ein kräftiges Band verbunden.

Das 3Ax ist stabförmig ausgebildet. Cranial endet es in einer kurzen Gabelung. Etwa in der Mitte des proximalen Randes trägt es einen relativ großen Zahn, an dem eine Sehne ansetzt, die zu der kleinen Muskelplatte (AMD) in der Membran zwischen 1Ax und 3Ax zieht.

Die Medianplatten sind zu schmalen sklerotisierten Streifen umgebildet. Die proximale Medianplatte (PMP) verläuft in weit geschwungenem Bogen vom proximalen Zahn des 3Ax zur gemeinsamen Basis von Media und Cubitus. Die distale Medianplatte (DMP) liegt als

Y-förmiges Gebilde zwischen PMP, 2Ax und BSc. Sie hat keine sklerotisierte Verbindung zu einem dieser Elemente oder einer Aderbasis.

Pleural-Region (Abb.20, 21A)

Das Fulcrum ist etwas weniger als ein Zehntel so lang wie das gesamte 1Ax. Es liegt unter dessen hinterem Halsbereich. Von dorsal betrachtet ist der Gelenkkopf längs oval. Im unteren Bereich hat das Fulcrum eine starke Vorwölbung, so daß der gesamte Kopf von lateral sehr massig wirkt. Der Vorderrand des PWP weist einen Fortsatz auf, der unter den Kopf des Basalare faßt. Am Hinterrand des PWP setzt kurz unterhalb des Kopfes ein Band an, das zum ventralen Fortsatz des 2Ax zieht.

Das vor dem PWP liegende Basalare ist mit einem breiten flachen Kopf ausgestattet, dessen Oberkante direkt an die Vorwölbung unterhalb des Fulcrum anschließt. Der craniale Rand des Ba ist in eine lange, flache, dorsal weisende Platte ausgezogen, die durch Membranen mit dem basalen Flügelvorderrand verbunden ist. Die Basis des Ba ist mit dem Episternum verschmolzen.

Das Subalare ist als große Skleritplatte ausgebildet und liegt direkt unter dem PNP, mit dem sie durch einen derben Membranstreifen fest verbunden ist.

Carabidae: Zabrinae, Harpalinae, Pterostichinae

Material: *Amara* sp., *Harpalus* sp., *Harpalus cordatus*, *Poecilus versicolor*, *Pterostichus metallicus*

Notum (Abb.22, 24)

Der ANP ist flach ausgezogen, bei *Harpalus* am Ende breit gerundet, bei *Amara* zugespitzt. Er bleibt nur wenig hinter dem Notumvorderrand zurück. Der Berührungspunkt zwischen ANP und 1Ax liegt direkt hinter der Vorderkante des 1Ax-Kopfes. Der MNP ist durch eine tiefe Einkerbung des Notumseitenrandes deutlich hervorgehoben. Er ist kurz, breit und zweispitzig. Bei *Harpalus* ist die cranial gelegene Spitze größer als die caudale und berührt fast das Ende des 1Ax. Der PNP ist durch Bänder mit dem 2Ax und dem 3Ax verbunden. Bei *Amara* ist er basal relativ schmal, distal verbreitert, mit einer Kerbe im distalen Rand, so daß ein vorderer kleiner und ein hinterer großer Zahn entstehen. Bei *Harpalus* ist der PNP stark verbreitert und fast kreisförmig. Die Achsen (a) und (b) durch das Ende und die Basis des PNP (Abb.3) schließen einen Winkel zwischen 25° und 28° ein (Tab.1).

Axillar-Region (Abb.22, 24)

Der Kopf des 1Ax ist sehr breit, sein Vorderrand weist in der distalen Hälfte einen senkrecht verlaufenden Grat auf. Der Vorderrand ist nach unten umgeschlagen und proximal in einen langen, mit der Subcosta-Basis und dem Basalare verbundenen Zahn ausgezogen. Der sehr schmale Hals des 1Ax liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Der Körper ist asymmetrisch ausgebildet. Sein disto-cranialer Rand ist leicht konvex. Der schräg ausgezogene Teil des 1Ax-Körpers ist etwa halb so lang wie das gesamte 1Ax. Kopf und Hals liegen etwas höher als der ANP, der Kopf ist mit seinem proximalen Rand ein wenig über den Rand des ANP geschoben. Der proximale Rand des 1Ax-Körpers liegt zu etwas mehr als einem Drittel unter dem Rand des Notum. Der Winkel zwischen der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers und der Gelenkachse von 1Ax und Notum beträgt ca. 63°. Das caudale Ende des 1Ax reicht sehr nah an den MNP heran.

Das zweite Axillare ist dem distalen Rand des 1Ax dicht angelagert. Sein proximales Ende ist bei *Harpalus* breiter gerundet als bei *Amara*. Vom Basiradiale ist je ein Stumpf am 2Ax und am Radius neben der Basis der Subcosta vorhanden. Der ventrale Fortsatz liegt dicht neben dem PWP und ist durch ein Band mit diesem verbunden. Diese Verbindung ist zusätzlich oberflächlich sklerotisiert. Ein weiteres Band zieht vom caudalen Fortsatz zum PNP.

Das 3Ax hat bei *Harpalus* einen relativ großen, bei *Amara* einen kleineren proximalen Fortsatz, von dem aus eine Sehne zu einer Skleritplatte (AMD) in der Membran zwischen 1Ax und 3Ax zieht. Der distale Bereich des 3Ax läuft spitz aus und ist leicht nach caudal umgebogen. Die proximale Kante des caudalen Armes des 3Ax ist S-förmig geschwungen. Er wird durch ein Band mit dem PNP verbunden.

Die Medianplatten sind zu einer großen, schwach sklerotisierten Platte verschmolzen und laufen proximal in dünne Arme aus. Diese sind bei *Harpalus* ebenfalls verschmolzen und erreichen gemeinsam das 3Ax. Bei *Amara* bleiben sie getrennt, und nur der Ausläufer der PMP ist mit dem 3Ax verbunden. Die DMP hat einen in Richtung Subcosta-Basis weisenden Ausläufer.

Pleural-Region (Abb.23)

Der Gelenkkopf des PWP ist stempelartig verbreitert. Er ist etwas mehr als ein Zehntel so lang wie das gesamte 1Ax (Tab.1). Unterhalb des Gelenkkopfes setzt ein Band an, das zum ventralen Fortsatz des 2Ax zieht. Im Verlauf dieses Bandes ist die Membran oberflächlich sklerotisiert. Der Hinterrand des PWP ist glatt, der Vorderrand hat einen Fortsatz, der unter dem Kopf des Basalare liegt.

Der Kopf des Basalare ist breit und flach mit einem cranial gelegenen, nach dorsal weisenden Stab, der mit dem basalen Flügelvorderrand (Humeralplatte/Costabasis) verbunden ist. Die Basis des Ba ist mit dem Episternum verschmolzen.

Das Subalare liegt als flache Skleritplatte unter dem PNP und ist mit diesem durch einen schmalen Membranstreifen verbunden.

Myxophaga

Hydroscaphidae

Material: *Hydroscapha* sp.

Notum (Abb.25A)

Der ANP ist groß, annähernd dreieckig und überragt mit fast seiner ganzen Länge den Vorderrand des Notum. Sein Ende trifft knapp hinter dem Vorderrand des 1Ax-Kopfes auf dessen proximalen Rand. Ein MNP ist nicht erkennbar. Der PNP ist kurz und distal breit abgerundet. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3) beträgt ca. 13°.

Axillar-Region (Abb.25A)

Kopf und Hals des 1Ax sind sehr groß und massig. Der Vorderrand des 1Ax-Kopfes weist eine Einbuchtung auf, in welche die relativ schmale Subcosta-Basis hineinfaßt. Der Kopf verschmälert sich gleichmäßig zum Hals, der kurz und distal spitz eingekerbt ist. Der Körper des 1Ax hat einen langen proximo-caudalen Fortsatz, dessen Ende in der von Notumseitenrand und PNP gebildeten Bucht liegt. Die distale Spitze des 1Ax-Körpers ist leicht nach caudal umgebogen. Der Winkel α des 1Ax (Abb.3) beträgt ca. 32°, der caudale

Fortsatz des Körpers ist etwas mehr als ein Drittel so lang wie das gesamte 1Ax. Das Notum ist nur ca. 1,5 mal so lang wie das 1Ax.

Das 2Ax ist relativ schmal. Seine distale Kante verläuft fast völlig gerade und parallel zur Gelenkachse zwischen 1Ax und Notum. Die distale Fläche des 2Ax liegt tiefer als das direkt an der proximalen Spitze des 2Ax entspringende Basiradiale. Dieses verläuft dicht neben dem Kopf des 1Ax nach vorne.

Das 3Ax ist mehr als halb so lang wie das 1Ax. Es ist schlank stabförmig mit einer etwa auf das Doppelte der sonstigen Breite erweiterten Basis. Die Muskulatur setzt direkt an der vorderen Ecke der basalen Erweiterung an, eine AMD ist nicht vorhanden.

Beide Medianplatten sind als schwach sklerotisierte, ebene Strukturen erkennbar.

Microsporidae

Material: *Microsporus* sp.

Notum (Abb.25B)

Die Gelenkfortsätze des Notum von *Microsporus* entsprechen in ihrer Ausbildung weitgehend denen von *Hydroscapha*. Der ANP ist etwas kürzer und kompakter. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP (Abb.3) beträgt ca. 17°.

Axillar-Region (Abb.25B)

Der hauptsächliche Unterschied zu *Hydroscapha* besteht im 3Ax. Es entspricht in seiner Form dem von *Hydroscapha*, ist aber wesentlich breiter und massiger.

Polyphaga

Hydrophilidae: Helophorinae

Material: *Helophorus* sp.

Notum (Abb.27A)

Der ANP ist im Verhältnis zu Notum und 1Ax relativ klein. Sein Ende bleibt hinter dem Vorderrand des Notum zurück. Es trifft den proximalen Rand des 1Ax im hinteren Drittel des 1Ax-Kopfes. Der MNP ist nur als sehr flache Einbuchtung des Notumrandes erkennbar. Der PNP ist relativ kurz und hakenförmig ausgebildet. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3) beträgt ca. 12°.

Axillar-Region (Abb.27A)

Der Kopf des ersten Axillare (1Ax) ist nur unwesentlich breiter als der Hals. Der Vorderrand ist nach ventral umgeschlagen, er weist eine zentral gelegene, flache Einbuchtung auf, in die bei geöffnetem Flügel eine entsprechende Struktur der Subcosta-Basis einrastet. Der umgeschlagene Rand ist proximal in einen relativ langen, ventral gerichteten Zahn ausgezogen. Der Hals des 1Ax ist nicht deutlich gegen Kopf und Körper abgegrenzt. Kopf und Hals liegen mit ihrer proximalen Kante dem Rand des ANP auf. Unter dem hinteren Kopf- bzw. dem vorderen Halsbereich liegt der Gelenkkopf des PWP. Der Körper des 1Ax ist dreieckig ausgebildet, der caudale Rand ist flach konkav, der disto-craniale gerade bis leicht konkav. Der proximale Rand liegt unter dem Rand des Notum. Der Winkel α beträgt ca. 32° (Abb.3), das Notum ist etwa doppelt so lang wie das gesamte 1Ax.

Das 2Ax ist relativ lang und schmal. Es hat ventral einen großen, flachen Fortsatz, der etwa bis zur Mitte unter den Körper des 1Ax ragt, und einen kleineren zentral gelegenen Fortsatz, von dem aus ein Band zum PWP zieht. Das dünn ausgezogene caudale Ende ist über ein schmales, leicht sklerotisiertes Band mit dem PNP verbunden. Das Basiradiale entspringt an der äußersten proximalen Spitze des 2Ax und verläuft dicht neben dem Kopf des 1Ax als sehr dünner, durchgehend sklerotisierter Streifen in Richtung Subcosta-Basis.

Das 3Ax ist im Verhältnis zu den anderen Elementen der Flügelbasis auffällig groß. Bei geöffnetem Flügel liegt es leicht schräg zur Körperlängsachse. Die distale Kante ist flach eingekerbt. Der Ansatzpunkt der AMD-Sehne ist durch eine caudal liegende Einbuchtung gegen den caudalen Arm abgesetzt. Dieser weist eine lange, gerade proximale Kante auf, die mit dem PNP verbunden ist.

Distale und proximale Medianplatte sind verschmolzen und nur leicht sklerotisiert.

Pleural-Region (Abb.27B)

Das Fulcrum verbreitert sich nach dorsal gleichmäßig, die Gelenkfläche ist nahezu eben. Das 1Ax ist ca. 4 bis 4,5 mal so lang wie der PWP-Gelenkkopf. Am Hinterrand des PWP entspringt kurz unterhalb des Kopfes ein Band, das zum ventralen Fortsatz des 2Ax zieht.

Das vor dem PWP gelegene Basalare (Ba) ist basal mit dem Episternum verschmolzen. Der Stiel ist relativ breit, der Kopf hat eine nach distal gerichtete Erweiterung mit einer abgeschrägten dorsalen Fläche. Diese Erweiterung dient als Gleitfläche und Arretierung für die ventrale Subcosta-Basis. Vom cranialen Rand des Ba-Kopfes entspringt eine nach dorsal gerichtete schmale Platte, die mit dem basalen Vorderrand des Flügels verbunden ist.

Das flache Subalare (Sb) liegt unter dem PNP, mit dem es durch einen leicht sklerotisierten Membranstreifen fest verbunden ist.

Hydrophilidae: Hydrophilinae

Material: *Anacaena limbata, Hydrophilus piceus*

Notum (Abb.26A)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist flach, annähernd dreieckig und leicht zugespitzt. Die Spitze überragt nicht den Vorderrand des Notum. Sie trifft am Ende des vorderen Drittels des 1Ax-Kopfes auf dessen proximalen Rand. Der mittlere Gelenkfortsatz (MNP) ist kurz dreieckig. Er wird durch zwei flache Einbuchtungen des Notumseitenrandes begrenzt. Der Abstand zwischen MNP und 1Ax ist relativ groß. Der hintere Gelenkfortsatz (PNP) ist spitz hakenförmig ausgebildet. Sein Ende liegt deutlich weiter distal als der ANP und reicht bis in die Region des MNP nach vorne. Er ist durch leicht sklerotisierte Membranbereiche mit dem 2Ax und dem 3Ax verbunden. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3) beträgt ca. 17°.

Axillar-Region (Abb.26A,C)

Das erste Axillare (1Ax) ist sehr kompakt gebaut. Sein Kopf ist breit und fast halb so lang wie das gesamte 1Ax. Der Vorderrand hat distal eine flache Einbuchtung, in welche die Basis der Subcosta einrastet. Er ist nach ventral umgeschlagen und distal in einen langen nahezu dreieckigen Fortsatz ausgezogen. Dieser ist mit der Subcosta-Basis und dem Basa-

lare verbunden. Im Halsbereich weist die distale Kante eine schmale relativ tiefe Einbuchtung auf. Der Hals ist etwa halb so breit wie der Kopf, aber ausgesprochen kurz. Kopf und Hals des 1Ax liegen auf dem Rand des ANP. Der hintere Kopfbereich und der Hals liegen auf dem Fulcrum. Der Körper des 1Ax ist relativ kurz und kompakt. Sein caudaler Rand ist flach konkav mit einer leicht verlängerten distalen Ecke. Eine proximale Verlängerung wie bei Archostemata und Adephaga ist nicht ausgebildet. Der proximale Rand liegt unter dem Rand des Notum. Der disto-craniale Rand verläuft gerade bis leicht konkav. Der Winkel α zwischen der disto-cranialen Kante und der Achse durch den vorderen und den hinteren Kontaktpunkt von 1Ax und Notum beträgt ca. 36° (Abb.3, Tab.1).

Das 2Ax ist durch einen sehr schmalen, leicht sklerotisierten Membranstreifen fest mit der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers verbunden. Ventral hat es einen großen, flachen Fortsatz, der weit unter den Körper des 1Ax ragt. Die proximale Ecke des 2Ax ist verlängert, so daß ein kurzer Fortsatz entsteht, der in die schmale Einbuchtung im proximalen Rand des Halses des 1Ax hineinragt. Von einem schmalen caudalen Fortsatz zieht ein stabiles Band zum PNP. Von einem ventralen Fortsatz geht ein weiteres Band aus, das die Verbindung zum pleuralen Flügelgelenkfortsatz herstellt. Das gesamte 2Ax ist gleichmäßig stark sklerotisiert. Das Basiradiale ist ebenfalls vollständig sklerotisiert und distal leicht verschmälert.

Das 3Ax ist distal breit abgeflacht. Nach proximal erhebt sich aus dieser Fläche ein - bei geöffnetem Flügel - etwa senkrecht zur Körperlängsachse stehender Grat. An dessen proximalem Rand setzt eine Sehne an, die zur AMD in der Membran zwischen 1Ax, Notum und 3Ax führt. Die craniale Kante der distalen Fläche des 3Ax ist tief eingekerbt, so daß ein schmaler Zahn entsteht. Der caudale Arm des 3Ax ist schmal, spitz dreieckig, und seine proximale Kante verläuft nahezu gerade. Er ist durch einen schmalen, leicht sklerotisierten Membranstreifen fest mit dem PNP verbunden.

Die distale Medianplatte (DMP) ist nur leicht sklerotisiert. Sie hat einen proximo-cranialen Fortsatz, der zur Basis des Radius zieht. Zwei schmale, schwach sklerotisierte Bänder verbinden sie mit der ebenfalls nur leicht sklerotisierten proximalen Medianplatte (PMP).

Pleural-Region (Abb.26B)

Das Fulcrum (F) ist pilzförmig erweitert. Von lateral gesehen hat die dorsale Fläche eine im vorderen Drittel liegende Einbuchtung. Der vordere Teil des Fulcrum liegt unter dem 1Ax-Kopf, der hintere Teil unter dem Hals des 1Ax. Vom Hinterrand des PWP kurz unterhalb des Kopfes zieht ein Band zum ventralen Fortsatz des 2Ax.

Das Basalare (Ba) ist dem Vorderrand des PWP dicht angelagert. Basal ist es mit dem Episternum verschmolzen. Der Stiel des Ba ist etwas um seine Längsachse gedreht, so daß die Außenfläche fast nach vorne zeigt. Er erweitert sich dorsad zu einem Kopf, der aus einer schräg nach außen weisenden Fläche und einem nach vorn-oben gerichteten Fortsatz besteht. Letzterer ist mit der basalen Flügelvorderkante und mit dem Vorderrand des 1Ax-Kopfes verbunden. Die abgeschrägte Fläche dient als Gleitfläche und Arretierung für die ventrale Basis der Subcosta.

Das relativ kleine Subalare (Sb) liegt unter dem hinteren Bereich des PNP, mit dem es durch eine leicht sklerotisierte Membran fest verbunden ist.

Silphidae

Material: *Nicrophorus vespilloides, Nicrophorus investigator, Oeceoptoma thoracica, Blitophaga opaca*

Notum (Abb.28, 30A, 31A)

Der vordere Gelenkfortsatz ist deutlich vom Notum abgesetzt. Er ist dreieckig bis lang trapezförmig und im Verhältnis zum Notum relativ groß, er überragt aber in der Regel nicht den Notumvorderrand. Die Spitze des ANP trifft direkt am Vorderrand des 1Ax oder kurz dahinter auf dessen proximale Kante. Der MNP ist als kleiner Zahn am Notumrand etwa in der Mitte zwischen ANP und PNP erkennbar. Der hintere Gelenkfortsatz ist kurz hakenförmig. Hinter dem PNP ist der Notumrand eingekerbt. Hinter dieser Einkerbung ist ein schmaler stabförmiger Fortsatz des Postnotum mit dem Notumrand verschmolzen. Das Ende dieses Stabes steht mit dem Subalare in Verbindung. Die Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP schließen einen Winkel von ca. 8° bis 10° ein (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.28, 29C, 30A,C,D, 31A,C,D)

Das 1Ax ist kompakt gebaut. Sein Kopf ist maximal doppelt so breit wie der Hals. Der Kopf trägt distal eine Auslappung, die bei *Nicrophorus* zu einem zapfenförmigen Fortsatz verschmälert ist. Der Kopfvorderrand ist schräg nach disto-ventral ausgezogen. Dieser Fortsatz hat ca. ein Drittel der Länge des gesamten 1Ax. Sein ventrales Ende ist löffelähnlich nach vorne aufgebogen und relativ fest mit der ventralen Basis der Subcosta verbunden. Die craniad gerichtete Fläche trägt eine Struktur aus Längsrippen, die bei geöffnetem Flügel an der Subcosta-Basis einrastet. Der distale Rand des 1Ax ist nach ventral umgeschlagen. Dieser umgeschlagene Bereich liegt bei *Nicrophorus* und *Blitophaga* auf dem Gelenkkopf des PWP. Bei *Oeceoptoma* ragt die proximale Spitze des 2Ax unter den Hals des 1Ax und liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Der caudale Rand des 1Ax-Körpers ist zum Notum hin abgeschrägt, er verläuft gerade bis leicht konkav. Der disto-craniale Rand ist schwach konvex. Die hintere proximale Ecke des Körpers ist verlängert, und ihre Spitze liegt unter dem Notumrand. Der Winkel zwischen der Gelenkachse von Notum und 1Ax und der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers beträgt bei *Nicrophorus* ca. 30°, bei *Oeceoptoma* und *Blitophaga* ca. 38° (Abb.3, Tab.1).

Das 2Ax ist innerhalb der Silphidae unterschiedlich ausgebildet. Bei *Nicrophorus* ist der dorsal sichtbare Teil relativ klein, mit einem langen, schmalen Basiradiale, das an der proximalen Spitze entspringt. Das caudale Ende erreicht das 3Ax nicht. Der proximale ventrale Fortsatz des 2Ax ist groß und ragt weit unter den Körper des 1Ax. Bei *Oeceoptoma* und *Blitophaga* ist der dorsale Bereich des 2Ax im Vergleich zum 1Ax größer als bei *Nicrophorus.* Das caudale Ende reicht bis zum 3Ax. Das Basiradiale entspringt etwas distal der proximalen Spitze. Bei *Oeceoptoma* hat die proximale Spitze des 2Ax eine Verlängerung, die unter den Hals des 1Ax reicht und dem Gelenkkopf des PWP aufliegt. Der ventrale Bereich ist ähnlich wie bei *Nicrophorus* ausgebildet.

Die distale Fläche des 3Ax ist bei *Blitophaga* relativ breit, bei *Nicrophorus* und *Oeceoptoma* etwas schmaler und länger. Durch eine Einfaltung der Membran disto-craniad des 3Ax liegt die distale Fläche teilweise über der proximalen Medianplatte. Eine tiefe Einbuchtung des proximalen Randes des 3Ax trennt nach vorne einen langen, schmalen Fortsatz ab, der als Ansatzpunkt für die AMD-Sehne dient. Die Muskelplatte (AMD) ist relativ groß und kräftig sklerotisiert. Caudal der Einbuchtung liegt der lange, schlanke

caudale Arm des 3Ax. Dessen proximale Kante weist bei *Nicrophorus* auf Höhe der PNP-Spitze einen scharfen Winkel auf, bei *Oeceoptoma* und *Blitophaga* verläuft sie sehr flach konvex. Der caudale Arm liegt über eine relativ lange Strecke dem PNP an.

Die beiden Medianplatten sind kräftig sklerotisiert und durch zwei sklerotisierte Membranstreifen miteinander verbunden. Der disto-caudale dieser Verbindungsstreifen liegt durch eine Einfaltung der Membran teilweise unter der distalen Fäche des 3Ax. Die proximale Medianplatte ist besonders lang und schmal, bei *Nicrophorus* erreicht sie den Ansatzpunkt der AMD-Sehne am 3Ax.

Pleural-Region (Abb.29A,B,D, 30B, 31B)

Das Fulcrum ist kurz und kompakt; in der Aufsicht ist es unregelmäßig oval und auffallend breit. Es erreicht nur ca. ein Sechstel der Länge des 1Ax. Bei *Nicrophorus* liegt das Fulcrum unter dem hinteren Kopfbereich des 1Ax. Bei *Oeceoptoma* und *Blitophaga* liegt zusätzlich die proximale Spitze des 2Ax auf dem Fulcrum. Die Ansatzstelle des zum ventralen Fortsatz des 2Ax ziehenden Bandes ist durch eine leichte Einbuchtung des Hinterrandes des PWP direkt unterhalb des Gelenkkopfes markiert.

Das Basalare ist bis direkt unter seinen Kopf mit dem Episternum verschmolzen. Basal ist es relativ schmal, nach dorsal erweitert es sich allmählich. Der Kopf des Basalare trägt eine kegelige bis ellipsoide Vorwölbung, die nach distal weist. Sie dient als Arretierungspunkt für eine entsprechende Struktur der ventralen Subcosta-Basis. An der Vorderkante befindet sich ein nach dorsal gerichteter Fortsatz, der mit der Flügelvorderkante verbunden ist.

Das Subalare liegt unter dem PNP. Es ist relativ klein und leicht schräg angeordnet. Dorsal trägt es einen nach caudal gerichteten Fortsatz. Dieser ist mit einem nach cranial gerichteten, unter dem PNP liegenden Fortsatz des Postnotum verbunden.

Das Epimeron weist eine große dorsale Auslappung auf, die bei *Oeceoptoma* und *Nicrophorus* bis direkt unter den PNP reicht.

Staphylinidae

Material: *Quedius* sp., *Ontholestes murinus* (Abb.32A, 33A)

Die Ausbildung der Gelenkfortsätze ähnelt stark den Verhältnissen bei den Silphidae. Der vordere Gelenkfortsatz ist relativ groß, trapezförmig und deutlich vom Notum abgesetzt. Sein Vorderrand liegt auf gleicher Höhe mit dem Vorderrand des Notum oder überragt diesen nach cranial. Auf das erste Axillare trifft er kurz hinter dessen Vorderkante. Der MNP ist klein und zahnförmig. Er liegt bei geöffnetem Flügel der Ansatzstelle der AMD-Sehne des 3Ax direkt gegenüber. Der PNP ist sehr kurz hakenförmig. Das Postnotum trägt einen langen, schlanken craniad gerichteten Fortsatz, der direkt unter dem hinteren Bereich des PNP liegt und mit diesem teilweise verschmolzen ist. Die Achsen (a) und (b) (Abb.3) schließen einen Winkel von ca. 7° ein (Tab.1).

Axillar-Region (Abb.32A,C,D, 33A)

Kopf und Hals des 1Ax gehen ohne deutliche Abgrenzung ineinander über. Der Kopfvorderrand ist etwas verbreitert, nach ventral umgeschlagen und in einen langen, schräg nach disto-ventral gerichteten Fortsatz ausgezogen. Dieser ist am Ende leicht löffelähnlich aufgebogen und an seiner cranialen Fläche mit ein bis zwei dorso-ventral verlaufenden Rippen versehen. Diese Strukturen dienen der Verbindung mit der Subcosta-Basis. Der

proximale Rand von Kopf und Hals ist wenig über den ANP geschoben. Der distale Rand ist ventral umgeschlagen und bildet so eine Auflagefläche für den Gelenkkopf des PWP. Der Körper des 1Ax ist vom Hals durch eine deutliche Einbuchtung des proximalen Randes abgesetzt. Die hintere proximale Ecke des Körpers ist verlängert und am Ende breit gerundet. Sie liegt unter dem Notumrand. Die Gelenkachse von 1Ax und Notum und die disto-craniale Kante des 1Ax-Körpers schließen bei *Ontholestes* einen Winkel von ca. 25°, bei *Quedius* von ca. 38° ein. Das Notum ist etwa 2,5 mal so lang wie das gesamte 1Ax.

Das 2Ax ist dicht an den Körper des 1Ax angelagert, sein proximaler ventraler Fortsatz reicht wenigstens bis zur Hälfte unter den Körper des 1Ax. Das caudale Ende des 2Ax ist durch ein Band mit dem PNP verbunden; von einem zentralen ventralen Fortsatz zieht ein weiteres Band zum PWP. Die proximale Spitze des 2Ax ragt unter den distalen Rand des 1Ax und liegt auf dem distalen Bereich des PWP-Gelenkkopfes. Das Basiradiale entspringt der proximalen Spitze des 2Ax, es ist durchgehend sklerotisiert und sehr schmal.

Das 3Ax ist dem der Silphidae sehr ähnlich. Sein proximaler Rand hat eine tiefe Einbuchtung, die nach cranial einen sehr schmalen, langen Fortsatz abgliedert, von dem die Sehne zur Muskelplatte (AMD) abgeht. Der hinter der Einbuchtung beginnende caudale Arm ist auffallend lang und schlank ausgebildet. Er liegt über eine große Strecke dem PNP dicht an. Die Spitze des caudalen Arms ist mit dem unter dem PNP liegenden Fortsatz des Postnotum verbunden. Der distale Bereich des 3Ax ist flach und leicht verbreitert. Die AMD in der Membran zwischen Notum, 1Ax und 3Ax ist verhältnismäßig groß und kräftig sklerotisiert.

Die proximale Medianplatte verschmälert sich stark nach caudal. Mit der breiten, fast rechteckigen distalen Medianplatte steht sie über eine breite Skleritbrücke in Verbindung.

Pleural-Region (Abb.32B, 33B)

Der Gelenkkopf des PWP ist bei *Quedius* in der Aufsicht sehr breit dreieckig, bei *Ontholestes* im Verhältnis zum ANP deutlich schmaler und oval. In beiden Fällen hat die Gelenkfläche etwa ein Sechstel der Gesamtlänge des 1Ax. Auf dem Gelenkkopf liegt die gemeinsam von der proximalen Spitze des 2Ax und dem umgeschlagenen distalen Rand des 1Ax gebildete Axillargelenkfläche. Vom Hinterrand des PWP direkt unterhalb des Fulcrum entspringt ein zum 2Ax ziehendes Band. Unterhalb der Ansatzstelle dieses Bandes ist die caudale Kante des PWP stark erweitert.

Das Basalare ist bis kurz unter seinen Kopf mit dem Episternum verschmolzen. Von der relativ schmalen Basis her erweitert es sich allmählich zum Kopf hin. Dieser hat einen schmalen zylinderförmigen Fortsatz, der fast waagerecht nach distal gerichtet ist. Er bildet zusammen mit korrespondierenden Strukturen der Subcosta-Basis einen Rastmechanismus für den angelegten Flügel. Cranial trägt der Ba-Kopf einen schräg nach dorsal gerichteten, flachen Fortsatz, der die Verbindung zur basalen Flügelvorderkante herstellt.

Das Subalare liegt unter dem hinteren Bereich des PNP und ist mit diesem und dem mit dem PNP verschmolzenen Ausläufer des Postnotum durch verstärkte Membranbereiche verbunden. Die Muskelansatzfläche des Subalare ist etwa doppelt so groß wie die außen in der Membran sichtbare Fläche.

Lucanidae

Material: *Sinodendron cylindricum*

Notum (Abb.34, 35)

Der ANP ist gleichseitig dreieckig, im Verhältnis zum Notum aber relativ klein. Er bleibt deutlich hinter dem Notumvorderrand zurück. Die Spitze des ANP trifft am Ende des 1Ax-Kopfes auf dessen proximalen Rand. Der MNP ist als annähernd senkrecht zur Körperlängsachse stehender, gerader Dorn ausgebildet. Der PNP ist kurz hakenförmig. Sein distaler Rand liegt auf einer Linie mit der distalen Ecke des 1Ax-Körpers. Der Winkel zwischen Basis und Spitze des PNP mit Bezug zur Spitze des ANP (Abb.3) beträgt ca. 8°.

Axillar-Region (Abb.34, 35, 36B,C)

Das 1Ax hat einen durch eine scharfe U- bis V-förmige Kante gegen den Hals abgesetzten Kopf. Dieser trägt am Vorderrand einen breiten distad gerichteten Fortsatz, der durch eine flache Einkerbung gegen den proximalen Teil des Kopfes abgegrenzt ist. Dieser Fortsatz geht frontal in einen zum Ende hin verschmälerten, schräg nach ventro-distal weisenden Vorsprung über. Durch die Einkerbung zwischen dem proximalen Teil des Kopfes und dem distalen Fortsatz entstehen zwei Vorwölbungen. Jeder dieser Vorwölbungen entspricht eine gleichartige Struktur der Subcosta-Basis, so daß zwei Kontaktpunkte zwischen BSc und 1Ax-Kopf bestehen. Der Hals des 1Ax ist relativ kurz, breit und leicht gebogen. Er verbreitert sich kontinuierlich zum Körper hin. Der disto-ventrale Halsrand ist breit nach innen umgeschlagen. Dadurch entsteht eine breite Auflagefläche für das Fulcrum. Die distale Kante des 1Ax-Körpers verläuft schwach konvex, die caudale hingegen leicht konkav. Die Gelenkachse von Notum und 1Ax und die disto-craniale Kante des 1Ax-Körpers schließen einen Winkel von ca. 36° ein.

Die Dorsalseite des 2Ax ist langgestreckt dreieckig. Die kürzeste Kante bildet den Vorderrand. Die vordere, proximale Ecke trägt in Verlängerung der proximalen Kante einen kurzen Fortsatz, an dessen disto-cranialer Kante das lange und sehr schmale Basiradiale entspringt. Der ventro-laterale Vorsprung des 2Ax reicht bis etwa zur Mitte unter den Körper des 1Ax. Der caudale Fortsatz, von dem ein Band zum PNP zieht, ist relativ kurz und breit. Ein zweites Band verbindet das 2Ax mit dem PWP.

Das 3Ax ist insgesamt sehr langgestreckt. Der caudale Arm ist lang und hat eine nur leicht geschwungene proximale Kante. Der distale Arm ist mehr craniad als distad gerichtet. Er ist auf ganzer Länge gleich breit. Sein Ende ist breit abgerundet und nach distal gebogen. Der distale Rand ist in seinem gesamten Verlauf mehr oder weniger stark ausgefranst. Die Ansatzstelle der AMD-Sehne ist leicht erhöht und proximal vorgewölbt. Die spitz dreieckige AMD liegt auf Höhe des MNP sehr dicht beim 3Ax. Die schmalste Kante ist dem 1Ax zugewandt.

Bei der Struktur, die zwischen dem distalen Arm des 3Ax-und dem 2Ax liegt, handelt es sich wahrscheinlich um einen Ausläufer der DMP. Als Rest der PMP ist nur noch ein kurzer dreieckiger Fortsatz am Hauptteil der DMP verblieben, der in den membranösen Bereich zwischen dem Ende des distalen Arms des 3Ax und dem potentiellen Ausläufer der DMP ragt.

Pleural-Region (Abb.35, 36A)

Der Gelenkkopf des PWP ist in der Dorsalansicht fast halbkreisförmig. In der Mitte des Fulcrum läuft eine Vertiefung quer über die gesamte Breite, so daß zwei Gelenkpunkte, ein

vorderer und ein hinterer, entstehen. Auf diesen Gelenkpunkten liegt der umgeschlagene Bereich des 1Ax-Halses (s.o.). Das Fulcrum ist nur leicht verlängert. Es ist nur ca. ein Fünftel so lang wie das gesamte 1Ax. Das Band, das den PWP mit dem 2Ax verbindet, inseriert unterhalb des Fulcrum an einer etwas vertieften Stelle des PWP-Hinterrandes.

Das Basalare ist nur im basalen Bereich mit dem Episternum verschmolzen. In den oberen zwei Dritteln ist es durch einen Membranstreifen vom PWP getrennt. Der Ba-Kopf ist gegenüber dem Stiel leicht erweitert, er wird praktisch vollständig von der großen lateralen Erweiterung gebildet, die den Rastmechanismus mit Humerus und BSc bildet. Die dorsale Fläche dieser Erweiterung ist schräg nach unten gerichtet. Der frontale Fortsatz des Ba ist verhältnismäßig kurz und fast waagerecht nach vorne gerichtet.

Das Subalare ist mit etwas mehr als einem Siebtel der Notumlänge ausgesprochen kurz. Es wird durch eine Längsnaht in eine dorsale und eine ventrale Hälfte geteilt. Sein hinterer Dorsalrand ist über einen leicht sklerotisierten Membranstreifen mit einem langen, nach vorne gerichteten Fortsatz des Postalararmes verbunden.

Scarabaeidae

Material: *Phyllopertha horticola*, *Aphodius* sp., *Cetonia* cf. *aurata*

Notum (Abb.37A)

Der ANP ist fast gleichseitig dreieckig und verhältnismäßig klein. Er bleibt deutlich hinter dem Notumvorderrand zurück. Sein Ende trifft dicht hinter dem Kopf des 1Ax auf dessen proximalen Rand. Direkt neben der hinteren proximalen Ecke des 1Ax-Körpers befindet sich eine kleine Bucht im Notumseitenrand. Ihr Hinterrand verläuft gerade und bildet mit dem Rand des Notum einen rechten Winkel. Der Vorderrand der Bucht ist stark konkav, so daß sie distal von einem kurzen, nach hinten gerichteten Haken begrenzt wird. Diese Bucht mit ihrem Vorder- und Hinterrand entspricht in Funktion und Lage dem MNP. Der PNP ist als sehr kurzer, hakenförmiger Fortsatz ausgebildet, dessen Spitze und Basis mit Bezug zur Spitze des ANP einen Winkel von ca. 5° einschließen (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.37A,C,D)

Das 1Ax ist kompakt gebaut. Sein Kopf ist relativ kurz und breit. Der Kopfvorderrand ist in einen nach unten deutlich schmaler werdenden, schräg nach disto-ventral gerichteten Fortsatz ausgezogen. Der ebenfalls verhältnismäßig breite Hals ist nicht scharf von Kopf und Körper abgesetzt. Der ventro-distale Halsrand ist so breit nach innen umgeschlagen, daß er fast den proximalen Halsrand erreicht. Dieser umgeschlagene Rand liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Die proximale Ecke des Körpers ist leicht verlängert, so daß sie ca. ein Achtel der Gesamtlänge des 1Ax ausmacht. Ihr Ende liegt direkt vor dem caudalen Rand der MNP-Bucht des Notum. Der Winkel zwischen der Gelenkachse von 1Ax und Notum und der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers beträgt ca. 44°.

Das 2Ax ist in der Ansicht von dorsal kurz dreieckig mit einer leicht konkaven Vorderkante, in deren proximalem Drittel das Basiradiale ansetzt. Dieses ist als kurzer, schmaler Stumpf ausgebildet, der am Distalrand des 1Ax endet. Der latero-ventrale Fortsatz des 2Ax ist breit dreieckig und ragt bis jenseits der Mitte unter den Körper des 1Ax.

Der distale Arm des 3Ax ist schräg nach disto-cranial gerichtet und stark keulenförmig erweitert. Seine Vorderkante weist mittig eine sehr flache Kerbe auf. Der Insertionspunkt der AMD-Sehne liegt als kurz dornförmiger Fortsatz direkt hinter der distalen Ecke des

1Ax-Körpers. Der caudale Arm ist relativ kurz. Sein Ende ist abgerundet und liegt direkt neben dem PNP.

Die DMP hat einen langen, schmalen Ausläufer, der dicht neben dem 2Ax zwischen diesem und dem distalen Arm des 3Ax liegt. Die PMP ist bis auf einen kurzen Fortsatz am Hauptteil der DMP reduziert.

Pleural-Region (Abb.37B)

Das Fulcrum ist in der Dorsalansicht mit einem Viertel der Länge des 1Ax relativ lang. Es ist gegenüber dem PWP nur wenig verbreitert. Vorne läuft es spitz aus, der Hinterrand ist abgerundet. In der hinteren Hälfte hat es eine deutliche Aufwölbung. Der PWP ist gegen die Senkrechte stark nach vorne gekippt.

Das Basalare ist nur basal mit dem Episternum verschmolzen. Über den größten Teil seiner Höhe wird es durch einen schmalen Membranstreifen vom PWP getrennt. Wie der PWP ist es deutlich nach vorne gekippt. Der Kopf ist gegenüber dem Stiel nur wenig erweitert. Der Knopf, der mit der Humeralplatte und der BSc den Rastmechanismus bildet, ist relativ klein, längsoval und liegt etwas unterhalb des Dorsalrandes des Ba. Der frontale Fortsatz des Ba ist schräg nach oben gerichtet und so lang, daß sein Ende in einer Ebene mit dem ANP und dem Fulcrum liegt.

Das Subalare ist sehr klein und durch einen leicht sklerotisierten Membranstreifen mit dem PNP verbunden.

Byrrhidae

Material: *Byrrhus* sp.

Notum (Abb.38A)

Der ANP ist groß und länger als breit. Sein Vorderrand liegt, individuell etwas unterschiedlich, auf gleicher Höhe mit dem Vorderrand des Notum, oder er bleibt knapp hinter diesem zurück. Das Ende des ANP trifft im hinteren Kopfbereich auf den proximalen Rand des 1Ax. Der MNP fehlt. Der PNP ist kurz und breit hakenförmig. Spitze und Basis des PNP schließen mit Bezug auf die Spitze des ANP einen Winkel von ca. 8° ein (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.38A,C,D)

Das 1Ax ist sehr schlank und langgestreckt. Sein Hals ist an der engsten Stelle etwa halb so breit wie der Kopf, der wiederum nahezu so breit wie der Körper ist. Der Kopfvorderrand trägt neben dem senkrecht nach unten zeigenden, breiten Fortsatz einen zweiten, der waagerecht nach distal gerichtet ist. Der distale Halsrand ist ventral schmal umgeschlagen und bildet so eine Auflagefläche für das Fulcrum. Die proximale Ecke des 1Ax-Körpers ist deutlich verlängert und erreicht etwa ein Fünftel der Gesamtlänge des 1Ax. Der Winkel zwischen der disto-cranialen Kante des Körpers und der Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax beträgt ca. 30° (Abb.3, Tab.1).

Die proximale Ecke des 2Ax ist in Richtung 1Ax verlängert, so daß das BR nicht direkt an der am weitesten proximal gelegenen Stelle entspringt. Der laterale Fortsatz des 2Ax reicht bis jenseits der Mitte unter den Körper des 1Ax. Der distale Bereich des 2Ax ist breit abgerundet.

Das 3Ax ist wegen der Sklerotisierung der Fläche zwischen dem caudalen und dem distalen Arm stark vergrößert. Die proximale Kante des caudalen Arms ist im hinteren Bereich ge-

rade und liegt über eine längere Strecke dem PNP an. Der Insertionspunkt der AMD-Sehne ist als kurzer, abgerundeter Fortsatz ausgebildet. Die AMD ist relativ klein und queroval. Die Medianplatten sind breit bogenförmig verschmolzen und schieben sich als schwach sklerotisierter Keil zwischen 3Ax und 2Ax.

Pleural-Region (Abb.38B)

Das Fulcrum ist sehr lang und schmal. Es ist ca. ein Viertel so lang wie das gesamte 1Ax und liegt unter dessen proximalem Kopf/Halsbereich. Der Stiel des Basalare ist ausgesprochen schmal und nur basal mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf wird fast vollkommen von dem großen, cranio-ventrad gerichteten Rastknopf gebildet. Der frontale Fortsatz ist relativ kurz und weist senkrecht nach dorsal. Das mittelgroße, leicht länglich ovale Subalare liegt unter dem PNP, mit dem es durch einen breiten Membranstreifen verbunden ist. Das Postnotum hat einen kompakten cranialen Fortsatz, der aber weder den PNP noch das Sb erreicht.

Buprestidae

Material: *Anthaxia* sp., *Chalcophora mariana*

Notum (Abb.39, 41A)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist auffallend klein. Sein Ende bleibt deutlich hinter dem Vorderrand des Notum zurück. Die ANP-Spitze trifft etwa in der Mitte des Halses auf das 1Ax. Der MNP ist bei *Chalcophora* als kleine Einbuchtung des Notumseitenrandes direkt hinter dem 1Ax erkennbar. Bei *Anthaxia* fehlt der MNP vollständig. Der PNP ist kurz und breit, sein Ende ist schräg abgestutzt. Zwischen PNP und Notum ist eine Bucht ausgebildet, die bei *Chalcophora* nicht ganz ein Drittel, bei *Anthaxia* fast die Hälfte der caudalen Verlängerung des 1Ax umfaßt. Die Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP schließen einen Winkel von ca. 16° ein (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.39, 41A)

Das 1Ax zeichnet sich durch einige charakteristische Bildungen aus. Sein Kopf ist kurz und nahezu rechteckig. Er ist deutlich gegen den langen, breiten Hals abgesetzt. Der nach ventral umgeschlagene Vorderrand des 1Ax-Kopfes trägt in seiner distalen Hälfte zwei kleine Einkerbungen, die eine Vorwölbung einschließen. Diese Strukturen korrespondieren mit entsprechenden Bildungen der Subcosta-Basis, die hier bei geöffnetem Flügel einrasten. Der Hals des 1Ax liegt mit seiner proximalen Kante auf dem Rand des ANP. Zum 1Ax-Körper hin verbreitert sich der Hals leicht; er ist vom Körper durch eine Einbuchtung des proximalen Randes deutlich abgesetzt. Die vordere Hälfte des Halses liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Der Hauptteil des Körpers des 1Ax ist relativ kurz. Proximal hat er eine caudale Verlängerung, die ein Drittel bis fast die Hälfte der Gesamtlänge des 1Ax ausmacht (Tab.1). Der Habitus des 1Ax ähnelt stark dem der Archostemata und der Adephaga. Der Winkel zwischen der Gelenkachse von Notum und 1Ax und der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers beträgt bei *Chalcophora* ca. 38°, bei *Anthaxia* ca. 40°. Das Notum ist ca. 1,8 mal so lang wie das 1Ax (Abb.3, Tab.1).

Das 2Ax ist bis auf den stark sklerotisierten proximalen Rand reduziert. Durch die nahtlose Anlagerung des ebenfalls kräftig sklerotisierten Basiradiale (BR) entsteht eine bogen- bis U-förmige Struktur, die in die weite Bucht zwischen Kopf und Körper der 1Ax eingepaßt

ist. Ventral hat das 2Ax zwei Fortsätze: einen dornförmigen, der etwa bis zu dessen Mitte unter den Körper der 1Ax ragt, und einen zweiten zapfenförmigen, von dem aus ein Band zum PWP zieht.

Das 3Ax ist kräftig ausgebildet. Der caudale Arm ist kurz, seine proximale Kante ist leicht geschwungen, caudal läuft er spitz zu. Der distale Bereich des 3Ax ist relativ breit und flach, sein distaler Rand ist bei *Anthaxia* gegabelt, bei *Chalcophora* schräg abgestutzt. Die Ansatzstelle der AMD-Sehne an der proximo-cranialen Ecke des 3Ax ist etwas erhöht. Die Muskelplatte in der Membran zwischen 1Ax und 3Ax (AMD) ist relativ groß.

Die proximale Medianplatte (PMD) bildet ein bogenförmiges Skleritelement. Sie liegt distal des 2Ax und cranial des 3Ax und umschließt zusammen mit dem 2Ax einen Membranbereich, durch den eine Falte läuft. Ein feiner Skleritfaden verbindet die proximale mit der distalen Medianplatte. Die DMP ist als leicht erweiterte gemeinsame Basis von Media und Cubitus identifizierbar.

Pleural-Region (Abb.40, 41B)

Das Fulcrum (F) ist ausgesprochen lang. Seine dorsale Fläche ist in der Mitte vertieft, so daß ein vorderer und ein hinterer Auflagepunkt für den Hals des 1Ax entstehen. Durch die Vertiefung in der Mitte des Gelenkkopfes läuft ein Tracheenast in den Flügel. Das 1Ax ist bei *Anthaxia* fast neunmal, bei *Chalcophora* ca. 5,6 mal so lang wie das Fulcrum. Direkt unterhalb des Gelenkkopfes setzt an der Hinterkante des PWP ein Band an, das zum ventralen Fortsatz des 2Ax zieht.

Das vor dem PWP liegende Basalare ist bis dicht unter seinen Kopf mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Ba weist eine große, halbovale Erweiterung auf, die distad und schräg nach unten gerichtet ist. Sie bietet eine Gleitfläche und Arretierung für die ventrale Subcosta-Basis. Frontal hat der Ba-Kopf eine kurze, annähernd senkrecht nach dorsal weisende Platte, die mit dem Vorderrand des Flügels verbunden ist.

Das Subalare liegt unter dem PNP, ist leicht unregelmäßig, länglich geformt und steht über eine sklerotisierte Brücke mit dem Postnotum in Verbindung.

Elateridae

Material: *Hemicrepidius niger, Denticollis linearis, Argiotes pilosellus, Agrypnus murinus, Elater* cf. *ferrugineus, Hypnoidus*? sp.

Notum (Abb.42A, 43A, 44A)

Der vordere Gelenkfortsatz des Notum (ANP) ist im Verhältnis zum Notum relativ klein. Er ist flach dreieckig ausgezogen, das Ende ist schmal gerundet. Der Vorderrand des ANP liegt auf gleicher Höhe mit dem Vorderrand des Notum oder etwas dahinter. Die Spitze des ANP trifft etwa auf halber Länge des 1Ax-Kopfes auf dessen proximalen Rand. Der MNP ist bei *Argiotes* als minimale Vorwölbung des Notumseitenrandes erkennbar, bei *Hemicrepidius* und *Denticollis* ist er nicht identifizierbar. Der PNP ist kurz dreieckig, bei *Argiotes* endet er zugespitzt, bei *Hemicrepidius* und *Denticollis* stumpf. Die Achsen (a) und (b) (Abb.3) schließen einen Winkel von 10° bis 16° ein (Tab. 1).

Axillar-Region (Abb.42A, 43A, 44A,C)

Das erste Axillare (1Ax) hat einen breiten Kopf, dessen nach ventral umgeschlagener Vorderrand eine flache bis ausgeprägte Einkerbung trägt. Die distale Ecke kann einfach spitz

ausgezogen sein, einen kurzen schmalen Fortsatz tragen, oder durch eine Einkerbung vom Rest des Kopfes abgesetzt sein. Der Vorderrand ist nach ventral in einen breiten, trapezförmigen, relativ kurzen Fortsatz ausgezogen, der mit der Subcosta-Basis in Verbindung steht. Der Sklerithals ist ein Drittel bis halb so breit wie die breiteste Stelle des Kopfes. Der Übergangsbereich zwischen Kopf und Hals liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Die Ausbildung des Körpers des 1Ax variiert zwischen den untersuchten Arten leicht. Generell ist er relativ kurz dreieckig, die hintere proximale Ecke ist kaum bis stark verlängert. Die caudale Kante ist deutlich konkav, die disto-craniale Kante fast gerade bis leicht konvex. Der Winkel zwischen der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers und der Achse durch den ANP und den hinteren Anlagepunkt des 1Ax beträgt ca. 40°. Das gesamte 1Ax ist etwa halb so lang wie das Notum.

Das 2Ax ist innerhalb des Taxon variabel ausgebildet. Bei *Denticollis* ist in der dorsalen Membran nur ein schmaler Streifen direkt neben dem 1Ax stark sklerotisiert. Bei *Denticollis* und *Argiotes* liegt die proximale Spitze des 2Ax auf dem distalen Rand des Fulcrum. Ventral hat das 2Ax einen flachen Fortsatz, der weit unter den Körper des 1Ax faßt. Dieser Fortsatz kann als breite Platte oder schmaler Dorn ausgebildet sein. Von einem kleinen zapfenförmigen Fortsatz an der Unterseite des 2Ax zieht ein Band zum PWP unterhalb des Gelenkkopfes. Das caudale Ende des 2Ax ist durch einen kurzen, leicht sklerotisierten Membranstreifen mit der proximo-cranialen Ecke des 3Ax verbunden. Das Basiradiale ist unterschiedlich stark, aber durchgehend sklerotisiert.

Das 3Ax ist etwas länger als das 1Ax. Der distale Bereich ist breit und flach. Der Ansatzpunkt für die AMD-Sehne ist leicht erhöht und in Richtung Notum vorgewölbt. Der caudale Arm ist so lang wie oder etwas länger als der gesamte Rest des 3Ax. Die proximale Kante verläuft gerade und ist durch einen Streifen verstärkter Membran mit dem PNP verbunden.

Die distale und die proximale Medianplatte sind relativ schwach sklerotisiert und verschmolzen oder durch zwei Skleritstreifen verbunden.

Pleural-Region (Abb.42B, 43B, 44B)

Das Fulcrum ist, in der Ansicht von dorsal, langgestreckt mit einem zugespitzten Vorderende. Die dem ANP zugewandte Kante verläuft relativ gerade, die distale Kante ist konvex. Bei *Argiotes* und *Denticollis* ist sie so weit vorgewölbt, daß sie unter der proximalen Spitze des 2Ax liegt. Das 1Ax ist etwa 3,5 bis 4,5 mal so lang wie das Fulcrum. Vom PWP kurz unterhalb des Gelenkkopfes zieht ein Band zum ventralen Fortsatz des 2Ax.

Der Stiel des vor dem PWP gelegenen Basalare ist weitgehend mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Ba hat eine nach disto-cranial gerichtete, leicht abwärts geneigte Erweiterung, die als Gleitfläche und Arretierungspunkt für die ventrale Subcosta-Basis dient. Außerdem trägt er frontal einen nach dorsal gerichteten stabförmigen Fortsatz, der mit dem basalen Flügelvorderrand verbunden ist.

Das flache, scheibenförmige Subalare liegt unter dem PNP und ist mit diesem und dem Postnotum durch Bereiche leicht sklerotisierter Membran verbunden.

Lampyridae

Material: *Lamprohiza splendidula*

Notum (Abb.45)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist dreieckig ausgebildet. Sein Ende überragt den Vorderrand des Notum nur wenig. Der Berührungspunkt zwischen ANP und 1Ax liegt kurz

hinter dem Vorderrand des 1Ax-Kopfes. Ein mittlerer Gelenkfortsatz (MNP) ist nicht vorhanden. Der PNP ist kurz hakenförmig. Die Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP (Abb.3) schließen einen Winkel von ca. 12° ein (Tab.1).

Axillar-Region (Abb.45)

Das 1Ax ist fast halb so lang wie das Notum. Der Vorderrand des 1Ax-Kopfes ist nach ventral umgeschlagen und trägt in der distalen Hälfte einen großen knopfartigen Fortsatz. Der Kopf des 1Ax liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Der 1Ax-Körper ist schmal dreieckig. Seine hintere proximale Ecke ist lang ausgezogen und etwas verbreitert. Dieser Anhang hat ca. ein Sechstel der Gesamtlänge des 1Ax. Die Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax (Abb.3) und die disto-craniale Kante des 1Ax-Körpers schließen einen Winkel von ca. 29° ein. Bei den nicht flugfähigen Weibchen dieser Art ist das Hinterflügelgelenk in unterschiedlich starkem Maße rückgebildet. Charakteristisch ist dabei, daß auch im am weitesten fortgeschrittenen Reduktionsgrad, wenn 2Ax, 3Ax und die Medianplatten schon völlig fehlen, das 1Ax noch in seiner typischen Form erkennbar ist. Allerdings ist es mit dem Notum verschmolzen (Geisthardt 1974). Reduktionen in sehr ähnlicher Art und Weise sind z.B. auch bei Curculioniden zu beobachten (s.u.).

Das 2Ax ist der disto-cranialen Kante des Körpers des 1Ax dicht angelagert. Ventral hat es einen großen, näherungsweise dreieckigen proximalen Fortsatz, der unter den Körper des 1Ax ragt und fast dessen proximalen Rand erreicht. Von einem kleineren, zentral unter dem 2Ax gelegenen Fortsatz verläuft ein Band zum PWP. Die caudale Spitze des 2Ax ist durch ein weiteres Band mit dem PNP verbunden. Der dorsal sichtbare Bereich des 2Ax ist spitz dreieckig mit einem tief konkaven cranialen Rand. Das Basiradiale ist bis auf einen kurzen Stumpf an der proximalen Spitze des 2Ax reduziert.

Das 3Ax ist kompakt und kräftig. Der Ansatzpunkt der AMD-Sehne ist als breit gerundeter Fortsatz des proximalen Randes ausgebildet. Der caudale Arm ist relativ breit, sein proximaler und distaler Rand verlaufen fast gerade, das Ende ist leicht zugespitzt. Der distale Bereich des 3Ax ist abgeflacht und zum Ende hin sehr verbreitert. Die Muskelplatte in der Membran zwischen Notum, 1Ax und 3Ax (AMD) ist relativ klein und dreieckig.

Die proximale Medianplatte ist schief dreieckig mit einem tief eingebuchteten cranialen Rand. Sie steht mit der distalen Medianplatte über eine Skleritbrücke in Verbindung.

Pleural-Region (Abb.46)

Der Gelenkkopf des PWP ist mit einem Viertel bis zu einem Drittel der Länge des 1Ax ausgesprochen lang, dabei aber sehr schmal. Er liegt unter der proximalen Hälfte von Kopf und Hals des 1Ax. Die Gelenkfläche selbst ist leicht konkav. Vom Hinterrand des PWP direkt unterhalb des Gelenkkopfes zieht ein Band zum 2Ax.

Das Basalare ist bis unter seinen Kopf mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Basalare trägt distal eine große, schräg nach ventral gerichtete Erweiterung. Die Dorsalfläche dieser Erweiterung ist auffallend glatt und dient als Gleitfläche und Arretierungspunkt für die ventrale Subcosta-Basis. Am Vorderrand des Basalar-Kopfes befindet sich ein kurzer, stumpfer Fortsatz, der mit der basalen Flügelvorderkante verbunden ist.

Das Subalare ist lang oval und recht groß. Es liegt unter dem PNP und ist mit diesem durch einen verstärkten Membranbereich verbunden.

Cantharidae

Material: *Cantharis nigricans, Cantharis pellucida*

Notum (Abb.47)

Der ANP wird durch eine Einkerbung neben seiner proximalen Ecke deutlich vom Notum abgesetzt. Der Vorderrand des ANP bleibt knapp hinter dem Vorderrand des Notum zurück. Die Spitze des vorderen Gelenkfortsatzes trifft im mittleren Kopfbereich auf den proximalen Rand des 1Ax. Der mittlere Gelenkfortsatz ist vollständig reduziert. Der hintere Gelenkfortsatz ist als flach gerundete Vorwölbung des Notumrandes ausgebildet. Da ein langgezogener Fortsatz fehlt, ist die Basis des PNP schwer zu bestimmen. Hier wird der Punkt, an dem die Aufwölbung des Notum auf den Notumseitenrand trifft, als PNP-Basis festgelegt. Davon ausgehend kann der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP mit ca. 7° bestimmt werden (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.47)

Die vordere distale Ecke des Kopfes des 1Ax trägt eine pilzförmige Abschnürung. In diesem Bereich ist der Kopf ca. doppelt so breit wie der Hals des 1Ax. Der Vorderrand des Kopfes ist nach ventral umgeschlagen und kurz und breit ausgezogen. Kopf und Hals liegen mit ihrer proximalen Kante dem Rand des ANP auf. Kopf und Hals liegen auf dem Gelenkkopf des PWP. Der Körper des 1Ax ist schlank dreieckig. Sein caudaler Rand ist leicht konkav, der proximale Rand liegt unter dem Rand des Notum. Die Gelenkachse zwischen 1Ax und Notum und der disto-craniale Rand des 1Ax-Körpers schließen einen Winkel von ca. 24° ein.

Das 2Ax ist schmal dreieckig, eine proximale ventrale Erweiterung ragt unter den Körper des 1Ax. Von einem zentral gelegenen, zapfenförmigen ventralen Fortsatz zieht ein Band zum PWP. Die caudale Spitze des 2Ax ist durch ein Band mit dem PNP verbunden. Das kurze, breite Basiradiale entspringt etwa in der Mitte der cranialen Kante des 2Ax; es ist vollständig sklerotisiert.

Das 3Ax hat einen stark verlängerten, sehr schmalen caudalen Arm. Die proximale Kante des 3Ax trägt zwei Fortsätze. Der vordere ist leicht aufgewölbt und dient als Ansatzstelle für die AMD-Sehne. Der zweite Fortsatz ist ein kleiner Zahn, der etwas caudad des ersten Fortsatzes liegt. Der distale Bereich des 3Ax ist abgeflacht und leicht verbreitert, er läuft in eine stumpfe Spitze aus.

Die Medianplatten sind schwächer sklerotisiert als die Axillaria, aber gut identifizierbar. Die distale Medianplatte ist nur als leichte Erweiterung der Mediabasis ausgebildet; sie ist mit der PMP verschmolzen.

Pleural-Region (Abb.48, 49)

Der Gelenkkopf des PWP ist fast halb so lang wie das 1Ax, unter dessen Kopf- und Halsbereich er liegt. An der caudalen Kante des PWP direkt unterhalb des Gelenkkopfes entspringt ein Band, das zum 2Ax zieht.

Der Stiel des vor dem PWP liegenden Basalare ist über den größten Teil seiner Länge mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Ba hat disto-cranial eine relativ kleine, blasige Erweiterung. Der Vorderrand trägt eine kurze, nach dorsal gerichtete Skleritplatte, die mit der basalen Flügelvorderkante verbunden ist.

Das große, leicht schräg gestellte Subalare liegt dicht unterhalb des PNP.

Dermestidae

Material: *Dermestes lardarius*

Notum (Abb.50A)

Der vordere Gelenkfortsatz ist schief dreieckig und im Verhältnis zum Notum relativ klein. Die Spitze des ANP überragt den Vorderrand des Notum nicht; sie trifft etwa auf halber Länge des 1Ax-Kopfes auf dessen proximalen Rand, wobei der distale Rand des ANP ein wenig unter den Kopf des 1Ax geschoben ist. Der mittlere Gelenkfortsatz ist nur als sehr flache Welle im Notumrand ausgebildet. Der PNP ist hakenförmig, sein Ende ist relativ kurz, schmal und spitz. Die Achsen (a) und (b) (Abb.3) schließen einen Winkel von ca. 8° ein (Tab.1).

Axillar-Region (Abb.50A)

Kopf und Hals des 1Ax sind im Verhältnis zu seinem Körper relativ kurz. Das gesamte 1Ax ist ungefähr ein Drittel so lang wie das Notum. Der Vorderrand des 1Ax-Kopfes ist nach ventral umgeschlagen und in der proximalen Hälfte in einen langen Vorsprung ausgezogen. Der hintere Kopfbereich liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Der Körper des 1Ax ist unregelmäßig dreieckig. Sein caudaler Rand ist konkav, die proximo-caudale Ecke ist etwas verlängert. Diese Verlängerung beträgt wenig mehr als ein Siebtel der Gesamtlänge des 1Ax. Die disto-craniale Kante des 1Ax-Körpers und die Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax (Abb.3) schließen einen Winkel von ca. 28° ein.

Das zweite Axillare ist verglichen mit dem 1Ax relativ groß. Es hat einen proximalen, ventralen Fortsatz, der weit unter den Körper des 1Ax reicht. Die caudale Spitze des 2Ax ist über ein Band mit dem PNP verbunden. Mittig unter dem 2Ax sitzt ein weiterer Fortsatz, von dem aus ein Band zum PWP verläuft. Das Basiradiale ist schmal, durchgehend sklerotisiert und entspringt etwas distal der proximalen Spitze des 2Ax.

Das 3Ax ist kräftig sklerotisiert und leicht unregelmäßig geformt. Der caudale Arm ist durch eine Einbuchtung des proximalen Randes vom Rest des 3Ax abgesetzt. Der Fortsatz, an dem die AMD-Sehne ansetzt, ist kurz und flach. Die AMD in der Membran zwischen Notum, 1Ax und 3Ax ist relativ klein.

Die proximale Medianplatte ist in drei kleinere sklerotisierte Bereiche unterteilt, die über schmale Skleritbrücken miteinander verbunden sind. Das am weitesten distal gelegene Teilstück ist wiederum mit der distalen Medianplatte verbunden.

Pleural-Region (Abb.50B)

Der Gelenkkopf des PWP liegt unter dem hinteren Kopfbereich des 1Ax. Er ist in der Aufsicht dreieckig und relativ breit und kurz. Er ist etwas mehr als ein Siebtel so lang wie das 1Ax. Vom Hinterrand des PWP direkt unterhalb des Gelenkkopfes zieht ein Band zum 2Ax.

Das Basalare ist bis knapp unter seinen Kopf mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf hat eine große, blasige, distale Erweiterung, die in der Lateralansicht breit oval erscheint. Sie dient als Gleitfläche und Arretierungspunkt der Subcosta-Basis. Der craniale Rand des Ba-Kopfes trägt einen langen, stabförmigen Fortsatz, der schräg nach dorsal gerichtet ist und mit dem basalen Flügelvorderrand in Verbindung steht.

Das sehr kleine Subalare liegt weit caudal unter dem PNP.

Cleridae

Material: *Trichodes* sp., *Thanasimus formicarius*

Notum (Abb.51A, 52A)

Der ANP ist bei beiden untersuchten Arten im Verhältnis zum Notum klein. Er überragt den Vorderrand des Notum nicht und berührt das 1Ax in dessen hinterem Kopf- bzw. vorderen Halsbereich. Der MNP fehlt bei *Thanasimus* vollständig. Bei *Trichodes* ist der Notumseitenrand im Bereich des MNP craniad schmal eingebuchtet, so daß ein nach hinten gerichteter, hakenförmiger Fortsatz entsteht. Der PNP ist als spitz auslaufender, schwach sklerotisierter Haken ausgebildet. Basis und Spitze des PNP schließen mit Bezug auf die Spitze des ANP einen Winkel von ca. 11° ein (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.51A,C,D, 52A,C,D)

Das 1Ax hat einen kräftigen, breiten Hals. Der Kopf erreicht fast die Breite des Körpers und trägt an der Vorderkante zusätzlich zu dem nach disto-ventral gerichteten Fortsatz einen kurzen, waagerecht nach distal weisenden Vorsprung. Die proximale Ecke des Körpers ist leicht verlängert, der Hinterrand deutlich konvex ausgebildet. Der Winkel zwischen der disto-cranialen Kante des Körpers und der Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax beträgt 27° bzw. 31° (Abb.3, Tab.1).

Der vorderste Punkt des 2Ax ist der Kontaktpunkt der proximalen Ecke mit dem 1Ax. Diese Ecke liegt auf dem distalen Rand des Fulcrum. Das Basiradiale ist schmal und setzt an der proximalen Spitze des 2Ax an. Bei *Thanasimus* ist die Ansatzstelle verbreitert. Der latero-ventrale Fortsatz des 2Ax reicht bis zur Mitte unter den Körper des 1Ax.

Das 3Ax ist durch die Sklerotisierung der Fläche zwischen dem caudalen und dem distalen Arm stark vergrößert. Der proximale Rand des caudalen Arms verläuft annähernd gerade und liegt dem PNP über eine längere Strecke an. Die Verbindung zwischen 3Ax und PNP wird über einen schmalen Membranstreifen hergestellt. Der Ansatzpunkt der AMD-Sehne ist leicht erhaben und proximad vorgewölbt. Die AMD liegt relativ dicht neben dem 3Ax; bei *Trichodes* ist sie auffallend groß.

Die Medianplatten sind nur leicht sklerotisiert. Der proximale Ausläufer schiebt sich als breites Band zwischen 3Ax und 2Ax.

Pleural-Region (Abb.51B, 52B)

Das Fulcrum erreicht ca. ein Achtel bis ein Sechstel der Länge des 1Ax. Es ist deutlich verbreitert und liegt unter dem distalen Kopf-Halsbereich des 1Ax. Der distale Rand ragt allerdings unter dem Hals des 1Ax hervor und liegt unter der proximalen Spitze des 2Ax. Das Basalare ist im dorsalen Drittel durch einen schmalen Membrankeil vom PWP getrennt. Der Kopf des Ba wird vollständig vom Rastknopf eingenommen, der schräg nach cranio-ventral gerichtet ist. Der frontale Fortsatz des Ba ist kurz und weist schräg nach oben. Das Subalare ist bei beiden Arten ausgesprochen klein und liegt weit hinten unter dem PNP. Es ist mit einem sehr langen, schmalen Ausläufer des Postnotum verbunden.

Melyridae

Material: *Malachius bipustulatus, Malachius* sp.

Notum (Abb.53A)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist im Verhältnis zum Notum sehr klein. Sein Vorderrand bleibt deutlich hinter der Vorderkante des Notum zurück. Die Spitze des ANP trifft

im Halsbereich auf die proximale Kante des 1Ax. Der MNP ist nur durch eine leichte Einbuchtung des Notumseitenrandes direkt hinter dem 1Ax markiert. Der PNP ist hakenförmig und wie der ANP sehr klein. An der hinteren Ecke der distalen Kante trägt er einen kleinen, distal weisenden Zahn. Die Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP (Abb.3) schließen einen Winkel von ca. 8° ein.

Axillar-Region (Abb.53A)

Kopf und Halsbereich des 1Ax sind etwa gleich breit und nicht voneinander abgesetzt. Der nach ventral umgeschlagene Vorderrand des 1Ax-Kopfes hat in der distalen Hälfte eine Einkerbung, in die bei geöffnetem Flügel eine entsprechende Struktur der Subcosta-Basis einrastet. Kopf und Hals des 1Ax liegen mit ihrem proximalen Rand auf dem ANP. Der hintere Kopf- bzw. der vordere Halsbereich liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Der Körper des 1Ax verbreitert sich stark nach caudal. Nur ein kurzes Stück des proximalen Randes liegt unter dem Notumrand. Die caudale Kante ist deutlich konkav, die disto-craniale Kante verläuft annähernd gerade. Das Notum ist ca. 2,3 mal so lang wie das 1Ax. Der Winkel zwischen der Gelenkachse von 1Ax und Notum und der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers beträgt ca. 34° (Abb.3).

Das 2Ax ist der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers dicht angelagert. Es hat einen breiten, flachen, ventralen Fortsatz, der unter den Körper des 1Ax ragt und dessen Spitze fast den proximalen Rand des 1Ax erreicht. Vom Zentrum dieses Fortsatzes zieht ein Band zum PWP. Die caudale Spitze des 2Ax liegt komplett unter der disto-caudalen Spitze des 1Ax. Das gesamte 2Ax ist gleichmäßig sklerotisiert. Das von der proximalen Spitze des 2Ax abgehende Basiradiale ist ebenfalls durchgehend sklerotisiert.

Das 3Ax ist mit ca. der eineinhalbfachen Länge des 1Ax auffällig groß. Distal hat es eine etwas verbreiterte Fläche, die durch eine Einbuchtung des cranialen Randes etwas abgesetzt ist. Der caudale Arm ist sehr lang und gerade. Die Ansatzstelle der AMD-Sehne ist nicht deutlich hervorgehoben. Eine Muskelplatte zwischen Notum, 1Ax und 3Ax ist nicht erkennbar.

Die proximale und die distale Medianplatte sind durch einen schmalen, schwach sklerotisierten Membranstreifen getrennt. Beide Medianplatten sind nur leicht sklerotisiert.

Pleural-Region (Abb.53B)

Der Gelenkkopf des PWP ist nach dorsal deutlich erweitert. In der Aufsicht ist er schlank längs-oval. Die Gelenkfläche ist etwas mehr als ein Drittel so lang wie das 1Ax. Am caudalen Rand des PWP direkt unterhalb des Gelenkkopfes setzt ein Band an, das den PWP mit dem ventralen Fortsatz des 2Ax verbindet.

Das Basalare (Ba) ist bis dicht unterhalb seines Kopfes mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Basalare weist eine nach disto-cranial gerichtete Erweiterung auf, die als Gleitfläche und Arretierung für die ventrale Subcosta-Basis dient. Cranial weist der Ba-Kopf eine kurze, schwach sklerotisierte Platte auf, die annähernd senkrecht steht und mit dem Flügelvorderrand verbunden ist.

Das relativ kleine Subalare liegt leicht schräg gestellt, caudal höher, unter dem PNP.

Lymexylonidae

Material: *Hylecoetus dermestoides*

Notum (Abb.54A)

Der vordere Gelenkfortsatz (ANP) ist im Verhältnis zu Notum und erstem Axillare ausgesprochen klein. Sein Ende bleibt deutlich hinter dem Vorderrand des Notum zurück. Der Kontaktpunkt zwischen ANP und 1Ax liegt etwa in der Mitte des 1Ax-Kopfes. Der MNP ist durch eine Einbuchtung des Notumseitenrandes direkt hinter dem 1Ax gekennzeichnet. Ein eigentlicher Fortsatz ist nicht vorhanden. Der PNP ist hakenförmig und sehr kurz und schmal. Die Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP (Abb.3) schließen einen Winkel von ca. 5° ein.

Axillar-Region (Abb.54A)

Das erste Axillare ist an der Vorderkante ca. dreimal so breit wie im Halsbereich. Der nach ventral umgeschlagene Vorderrand hat in der Mitte eine schmale Einkerbung; nach distal ist er in eine kurze Spitze ausgezogen. Der hintere Teil des Kopfes liegt auf dem Gelenkkopf des PWP. Die Übergänge zwischen Hals und Kopf und Hals und Körper sind fließend, so daß der Hals nicht gut abgegrenzt ist. Hals und Körper liegen mit ihrem proximalen Rand dem Rand des ANP auf. Der Körper der 1Ax ist lang dreieckig geformt. Die disto-craniale Kante ist leicht konvex, die caudale Kante ist deutlich konkav ausgebildet. Der proximale Rand liegt unter dem Rand des Notum. Das Notum ist ca. 2,6 mal so lang wie das 1Ax. Der Winkel zwischen der Achse des Gelenks zwischen Notum und 1Ax und der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers beträgt ca. 41° (Abb.3, Tab.1).

Der disto-cranialen Kante des 1Ax dicht angelagert ist das 2Ax. Der dorsal sichtbare Teil des 2Ax ist spitz herzförmig ausgebildet. Ventral hat es einen flachen, breit dreieckigen Fortsatz, der unter den Körper des 1Ax ragt. Ein kurzes Band verbindet einen zweiten, zentral gelegenen ventralen Fortsatz des 2Ax mit dem PWP. Das Basiradiale ist relativ breit und über seine gesamte Länge deutlich sklerotisiert.

Das 3Ax ist auffallend groß, allein der schlanke, gerade caudale Arm ist so lang wie das gesamte 1Ax. Er ist über eine längere Strecke mittels derber Membran mit dem PNP verbunden. Die Ansatzstelle der AMD-Sehne ist nur wenig hervorgehoben. Der distale Bereich ist abgeflacht und erweitert sich distad deutlich. Die Muskelplatte in der Membran zwischen 1Ax, Notum und 3Ax ist relativ groß. Ihre transversale Ausdehnung entspricht etwa der Breite der Basis des caudalen Arms des 3Ax. Dementsprechend ist die Sehne zwischen 3Ax und AMD kurz und hat einen großen Durchmesser.

Distale und proximale Medianplatte sind verschmolzen und nur schwach sklerotisiert.

Pleural-Region (Abb.54B)

Eine leichte Einschnürung direkt unterhalb des Gelenkkopfes des PWP setzt diesen deutlich gegen den Stiel des PWP ab. Die dorsale Fläche des Fulcrum ist leicht konkav. In der Ansicht von dorsal ist erkennbar, daß es in einen massiven hinteren und einen schmalen vorderen Bereich unterteilt ist. Die beiden Bereiche werden durch eine Einbuchtung des proximalen Randes voneinander abgesetzt. Das Fulcrum liegt unter dem hinteren Kopfbereich des 1Ax. Das 1Ax ist ca. 4,5 mal so lang wie das Fulcrum.

Der größte Teil des Stiels des vor dem PWP gelegenen Basalare ist mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Ba ist disto-cranial erweitert und bildet eine Gleitfläche und

Arretierung für die ventrale Subcosta-Basis. Cranial ist ein breiter, kurzer Fortsatz nach dorsal gerichtet. Er ist mit dem basalen Flügelvorderrand verbunden.

Das Subalare ist relativ klein und stark längs oval. Es liegt unter dem PNP und ist von diesem durch einen breiten Membranbereich getrennt.

Coccinellidae

Material: *Calvia quatuordecimguttata, Coccinella septempunctata*

Notum (Abb.55A, 56A)

Der ANP ist wenig länger als breit mit einer leicht konvexen cranialen Kante. Er reicht so weit nach vorne, daß sein Ende auf gleicher Höhe mit dem Notumvorderrand liegt. Auf den proximalen Rand des 1Ax trifft er kurz hinter dessen Vorderrand. Neben dem proximalen Ende des 1Ax ist der Notumseitenrand tief eingebuchtet. Bei *Calvia* ist die Bucht so geformt, daß ein deutlicher, nach caudal gerichteter, hakenförmiger Fortsatz entsteht. Bei *Coccinella* reicht die Bucht nicht so weit nach vorne, so daß nur ein stumpfer Vorsprung im Notumrand zustandekommt. Diese Struktur entspricht in Lage und Funktion dem MNP. Der PNP ist nur als breiter, flacher Rand des Notum ausgebildet. Sein cranialer Rand ist in zwei bis drei kurze Wellen gelegt. Der Winkel zwischen der Basis und der Spitze des PNP in Bezug auf die Spitze des ANP beträgt ca. 9° (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.55A,C,D, 56A,C,D)

Im Übergangsbereich vom Körper zum Hals des 1Ax befindet sich im distalen und im proximalen Rand jeweils eine Einbuchtung. Die im distalen Rand liegt etwas mehr craniad als die im proximalen Rand, so daß der basale Halsbereich gebogen erscheint. Der Hals erweitert sich gleichmäßig zum Kopf hin. Dieser trägt distal einen Fortsatz, der durch eine flache Einkerbung des Vorderrandes vom Rest des Kopfes abgesetzt ist. Dieser laterale Fortsatz ist nicht mit dem ventralen Fortsatz des Kopfvorderrandes verbunden. Der caudale Rand des 1Ax-Körpers ist deutlich konkav. Seine proximale Ecke ist so weit verlängert, daß sie ein Sechstel bis ein Neuntel der Gesamtlänge des 1Ax ausmacht. Die disto-craniale Kante des Körpers und die Gelenkachse von Notum und 1Ax schließen einen Winkel von ca. 30° ein (Abb.3, Tab.1).

Das 2Ax ist relativ groß. Bei *Coccinella* ist die distale Kante deutlich konvex, bei *Calvia* gerade. Das Basiradiale setzt mit einer sehr breiten Basis etwa mittig am Vorderrand des 2Ax an. Der latero-ventrale Fortsatz ragt bis jenseits der Mitte unter den Körper des 1Ax. Der caudale Fortsatz des 2Ax ist bei beiden untersuchten Arten sehr kräftig ausgebildet. Bei *Coccinella* ist er deutlich länger als bei *Calvia*.

Das 3Ax hat einen auffallend langen und schlanken caudalen Arm, der mit wenigstens einem Drittel seiner Länge dem PNP anliegt. Sein caudales Ende ist bei *Coccinella* nahezu rechtwinklig nach distal umgebogen. Der Ansatzpunkt der AMD-Sehne ist bei *Calvia* durch eine caudal gelegene, tiefe Einbuchtung deutlich hervorgehoben. Die AMD ist verhältnismäßig klein.

Im Bereich der Medianplatten befindet sich bei den untersuchten Arten nur eine einheitliche, leicht sklerotisierte Platte.

Pleural-Region (Abb.55B, 56B)

Das Fulcrum ist in der Ansicht von dorsal bei den untersuchten Arten annähernd so breit wie lang. Bei *Calvia* ist es dreieckig, bei *Coccinella* viereckig geformt. Es ist ein Siebtel

bis ein Sechstel so lang wie das gesamte 1Ax und liegt unter dessen Hals. Da das Fulcrum nach proximal schräg abfällt, ist die eigentliche Auflagefläche relativ schmal. Der leicht schräg verlaufende PWP hat unterhalb des Fulcrum eine deutliche Biegung nach oben.

Das Basalare ist dem PWP dicht angelagert. Nur im oberen Drittel liegt ein schmaler Membranstreifen zwischen PWP und Ba. Der gesamte Kopf des Ba ist stark erweitert. Seine dorsale Fläche fällt leicht nach cranio-distal ab. Der frontale Fortsatz ist sehr kurz und schräg nach vorne-oben gerichtet.

Das Subalare ist mit einem Sechstel der Notumlänge relativ kurz. Es hat eine annähernd tropfenförmige Gestalt und ist ca. 1,5 mal höher als lang.

Das Postnotum hat einen kurzen cranialen Fortsatz, der bei keiner der untersuchten Arten den PNP oder das Sb erreicht.

Meloidae

Material: *Lytta vesicatoria*

Notum (Abb.57A)

Der vordere Gelenkfortsatz ist unregelmäßig ausgebildet. An der proximalen Ecke der Vorderkante sitzt ein kleiner Zahn, der hintere Bereich der distalen Kante ist wellig. Im Verhältnis zum Notum ist der ANP relativ klein, sein Vorderrand bleibt wenig hinter der Vorderkante des Notum zurück. Die Spitze des ANP trifft im hinteren Kopfbereich auf den proximalen Rand des 1Ax. Der MNP ist durch eine Einkerbung des Notumseitenrandes direkt hinter dem 1Ax markiert. Der PNP ist hakenförmig und relativ lang. An der hinteren Ecke der distalen Kante sitzt ein kleiner, distal weisender Zahn. Die Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des PNP schließen einen Winkel von ca. 13° ein (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.57A)

Das erste Axillare ist groß und massig gebaut. Es ist fast halb so lang wie das Notum. Der Kopf ist am vorderen Rand sehr breit. Die distale Ecke ist spitz ausgezogen. Die Vorderkante ist nach ventral umgeschlagen und weist in der proximalen Hälfte eine relativ breite, flache Einbuchtung auf. Die schmalste Stelle des Halses ist etwas weniger als halb so breit wie der Kopf. Der proximale Rand von Kopf und Hals liegt auf dem Rand des ANP. Das Fulcrum befindet sich unter dem vorderen Halsbereich. Der Körper entspricht näherungsweise einem gleichschenkligen Dreieck; der caudale Rand ist deutlich konkav. Die Gelenkachse von Notum und 1Ax und die disto-craniale Kante des 1Ax-Körpers schließen einen Winkel von ca. 30° ein.

Das zweite Axillare ist ebenfalls relativ groß. Es ist der disto-cranialen Kante des 1Ax dicht angelagert. Ein großer, flacher, ventraler Fortsatz ragt weit unter den Körper des 1Ax. Vom Zentrum dieses Fortsatzes zieht ein Band zum PWP. Die caudale Spitze des 2Ax ist durch ein weiteres Band mit dem PNP verbunden. Das an der proximalen Spitze des 2Ax entspringende Basiradiale ist basal relativ breit und verschmälert sich distal abrupt. Es ist durchgehend sklerotisiert.

Das dritte Axillare ist wie 1Ax und 2Ax groß und kräftig ausgebildet. Die distale Kante ist spitz nach caudal verlängert und leicht umgebogen. Die Ansatzstelle der AMD-Sehne ist durch eine caudad gelegene, flache Einbuchtung hervorgehoben. Der caudale Arm ist lang, seine proximale Kante ist gerade und durch einen schmalen Membranstreifen mit dem PNP verbunden. Die in der Membran zwischen Notum, 1Ax und 3Ax gelegene Muskelplatte (AMD) ist relativ groß und etwas unregelmäßig queroval ausgebildet.

Beide Medianplatten sind kräftig sklerotisiert und weisen eine deutliche Wellenstruktur auf. Die zwischen 2Ax und 3Ax gelegene proximale Medianplatte (PMP) ist etwas kleiner als die DMP und mit dieser durch eine kurze, schmale Skleritbrücke verbunden.

Pleural-Region (Abb.57B, 58A-C)

Das Fulcrum liegt unter dem vorderen Halsbereich des 1Ax, es ist durch eine Einschnürung vom PWP abgesetzt. Die dorsale Fläche des Fulcrum ist leicht konkav, so daß ein vorderer und ein hinterer Auflagepunkt für das 1Ax entstehen. Die Länge des Fulcrum entspricht etwa einem Viertel der Gesamtlänge des 1Ax. An der Unterseite des Gelenkkopfes inseriert caudal ein Band, das zum 2Ax zieht.

Der Stiel des Basalare ist basal über zwei Drittel seiner Höhe mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf des Ba ist nach distal und frontal blasig erweitert. Distal bildet diese Erweiterung eine schräge Fläche, die als Gleitfläche und Arretierung für die ventrale Subcosta-Basis dient. Frontal ist von der Erweiterung eine kleine, nahezu senkrecht nach dorsal gerichtete Platte abgeteilt, die mit der basalen Flügelvorderkante verbunden ist.

Das lang ovale, flache Subalare liegt direkt unter dem PNP, mit dem es durch einen relativ breiten Membranstreifen verbunden ist.

Tenebrionidae

Material: *Tenebrio molitor*

Notum (Abb.59A)

Der ANP ist relativ klein und dreieckig. Die Spitze bleibt deutlich hinter dem Vorderrand des Notum zurück, sie trifft im hinteren Bereich des 1Ax-Kopfes auf dessen proximalen Rand. Im Bereich des MNP befindet sich eine kleine Einbuchtung im Notum-Seitenrand; ein eigentlicher Fortsatz ist nicht vorhanden. Der PNP ist schmal hakenförmig, seine Spitze reicht nicht bis in den Bereich der MNP-Einbuchtung nach vorne. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3) beträgt ca. 13°.

Axillar-Region (Abb.59A)

Kopf und Hals des 1Ax sind nicht deutlich voneinander abgesetzt. Der Kopfvorderrand ist etwa doppelt so breit wie die schmalste Stelle des Halses. Der Kopfvorderrand ist nach ventral umgeschlagen und weist in der Mitte eine flache Einbuchtung auf, die eine entsprechende Struktur der Subcosta-Basis aufnimmt. Kopf und Hals liegen mit ihrem proximalen Rand auf dem distalen Rand des ANP. Der Körper des 1Ax ist relativ schmal dreieckig. Seine caudale Kante ist deutlich konkav, der disto-craniale Rand ist leicht konvex. Der proximale Rand des Körpers liegt unter dem Rand des Notum. Das Notum ist etwa 2,5 mal so lang wie das 1Ax. Der Winkel zwischen der Achse durch vorderen und hinteren Anlagepunkt des 1Ax und der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers beträgt ca. 31°.

Das 2Ax ist in der vorderen Hälfte relativ breit und verschmälert sich nach caudal stark. Es hat einen flachen, dornförmigen ventralen Fortsatz, der weit unter den Körper des 1Ax ragt. Von einem zentral gelegenen ventralen Fortsatz des 2Ax zieht ein Band zum pleuralen Flügelgelenkfortsatz. Das caudale Ende des 2Ax ist durch ein Band mit dem PNP verbunden. Das Basiradiale ist sehr schmal und durchgehend sklerotisiert.

Das 3Ax ist insgesamt deutlich länger als das 1Ax. Der disto-craniale und der caudale Arm sind nahezu gleich lang. Die Ansatzstelle der AMD-Sehne ist leicht erhöht und proximad vorgewölbt. Der caudale Arm ist keilförmig ausgebildet mit einer geraden proximalen Kante, die durch einen schmalen verstärkten Membranstreifen mit dem PNP verbunden ist. In der Membran zwischen 3Ax, 1Ax und Notum liegt ein kleines Sklerit (AMD), das durch eine kurze Sehne mit dem 3Ax verbunden ist.

Die Medianplatten sind zu einem schwach sklerotisierten Streifen zwischen der Basis des Radius, 2Ax und 3Ax verschmolzen.

Pleural-Region (Abb.59B)

In der Lateralansicht weist die Oberkante des Fulcrum eine deutliche vordere und hintere Erhebung auf. In der Aufsicht ist der Gelenkkopf halbrund, die proximale Kante ist gerade, die distale konvex. Das 1Ax ist etwa fünfmal so lang wie das Fulcrum. Direkt unter dem Gelenkkopf entspringt ein Band, das den PWP mit dem ventralen Fortsatz des 2Ax verbindet.

Der Stiel des Basalare ist über mehr als die Hälfte seiner Länge mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf hat eine große distale Erweiterung, die leicht nach ventral gerichtet ist. Sie bietet eine Gleitfläche und Arretierung für die ventrale Subcosta-Basis. An der Vorderkante des Kopfes befindet sich ein nach dorsal gerichteter Stab, der mit der basalen Flügelvorderkante verbunden ist.

Das Subalare ist als auffällig kleine Skleritplatte ausgebildet. Es liegt unter der caudalen Hälfte des PNP, mit dem es durch derbe Membran verbunden ist.

Cerambycidae

Material: *Clytus arietis, Agapanthia villosoviridescens, Rhagium mordax, Dinoptera collaris, Strangalia melanura, Gaurotes virginea*

Notum (Abb.60A, 61A)

Der ANP ist bei den untersuchten Arten im Verhältnis zum Notum relativ klein. Bei *Agapanthia* ist er einfach dreieckig und etwa so lang wie breit. Der Vorderrand des ANP von *Clytus* ist dagegen deutlich konvex, so daß der ANP insgesamt länger als breit ist. Bei beiden Arten bleibt der Vorderrand des ANP aber deutlich hinter dem Notumvorderrand zurück. Den proximalen Rand des 1Ax berührt der ANP jeweils im hinteren Kopfbereich. Der MNP ist weitgehend reduziert und nur durch eine flache Einbuchtung des Notumseitenrandes markiert. Der PNP ist bei beiden Arten kurz hakenförmig. Bei *Agapanthia* nimmt der Grad der Sklerotisierung nach distal stark ab. Spitze und Basis des PNP schließen mit Bezug auf die Spitze des ANP einen Winkel von 10° bzw. 13° ein (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.60A,C,D, 61A,C,D)

Das 1Ax hat einen relativ kurzen, breiten Körper mit leicht konkavem Hinterrand und nur wenig verlängerter proximaler Ecke. Die disto-craniale Kante des Körpers und die Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax schließen einen Winkel von ca. 32° ein (Abb.3). Der Kopf ist am cranialen Rand fast ebenso breit wie der Körper. Der Vorderrand ist nach ventral umgeschlagen und in einen senkrecht nach unten weisenden Fortsatz ausgezogen.

Das 2Ax reicht nur soweit nach cranial wie der Berührungspunkt seiner proximalen Ecke mit dem 1Ax. Diese Ecke ist deutlich proximo-craniad ausgezogen. Der laterale Fortsatz des 2Ax reicht bis zur Mitte unter den Körper des 1Ax. Das BR ist vollständig reduziert.

Der caudale Arm des 3Ax ist lang und schmal dreieckig. Sein proximaler Rand verläuft gerade. Der distale Arm ist bei *Agapanthia* verbreitert und schräg nach vorne gerichtet. Bei *Clytus* ist er deutlich schmaler und nach distal umgebogen. Die AMD ist sehr klein und rundlich. Sie liegt proximo-craniad des Ansatzpunktes der zugehörigen Sehne am 3Ax.

Zwischen der proximalen und der distalen Medianplatte erstreckt sich ein schmales sklerotisiertes Band.

Pleural-Region (Abb.60B, 61B)

Das Fulcrum ist bei den untersuchten Arten stark verlängert und liegt dicht neben dem ANP unter dem Kopf/Hals-Bereich des 1Ax. Der Kopf des Basalare wird fast vollständig von dem Rastknopf eingenommen, der leicht nach cranio-ventral gerichtet ist. Der frontale Fortsatz ist kurz und zeigt schräg nach oben. Das Subalare ist ausgesprochen klein. Bei *Clytus* ist es direkt mit dem langen, cranialen Fortsatz der Postalarbrücke verbunden. Bei *Agapanthia* ist dieser Fortsatz deutlich kürzer ausgebildet, und das Sb ist nicht direkt mit ihm verbunden.

Chrysomelidae: Criocerinae, Chrysomelinae, Galerucinae

Material: *Crioceris asparagi, Chrysomela populi, Leptinotarsa decimlineata, Agelastica alni*

Notum (Abb.62A, 63A, 64A)

Der ANP ist schräg nach vorne gerichtet und überragt den Vorderrand des Notum in der Regel nicht. Er trifft im hinteren Kopfbereich auf den proximalen Rand des 1Ax, bei *Chrysomela* ist er so weit verkürzt, daß er das 1Ax im Halsbereich berührt. Der MNP ist bei den untersuchten Arten unterschiedlich ausgebildet. Bei *Chrysomela* und *Crioceris* ist der Notumseitenrand im Bereich des MNP eingebuchtet. Bei *Crioceris* erstreckt sich die Einbuchtung nach vorne, so daß ein caudad gerichteter, hakenförmiger Fortsatz entsteht. Bei *Leptinotarsa* ist der MNP völlig reduziert, der PNP ist ebenfalls stark rückgebildet. Am Ende einer flachen Verbreiterung des Notum existiert jeweils nur ein kurzer, nach vorne zeigender Fortsatz, der bei manchen Individuen von *Crioceris* auch ganz fehlt. Der Winkel zwischen Basis und Außenkante des PNP beträgt zwischen 6° und 13° (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.62A,C,D, 63A,C,D, 64A,C,D)

Das 1Ax hat einen kurzen, kompakten Körper mit einer deutlich verlängerten proximalen Ecke. Der Kopf trägt an seinem distalen Vorderrand zwei Fortsätze, einen waagerecht nach außen gerichteten und einen schräg nach disto-ventral weisenden. Insgesamt ist der Kopf fast so breit wie der Körper. Der Winkel, den die Gelenkachse von 1Ax und Notum und der disto-craniale Rand des 1Ax-Körpers einschließen, beträgt zwischen 29° und 40°.

Das 2Ax ist leicht verkürzt, so daß es nicht weiter nach vorne reicht als der Kontaktpunkt seiner proximalen Ecke mit dem 1Ax. Der laterale Fortsatz reicht bis jenseits der Mitte unter den Körper des 1Ax. Das Basiradiale setzt als relativ breiter Streifen etwas distad der proximalen Ecke am 2Ax an.

Das 3Ax hat einen lang dreieckigen proximalen Arm mit gerader proximaler Kante. Der distale Arm läuft schmal aus und ist nach caudal umgebogen. Bei *Crioceris* weicht das 3Ax von dieser Form ab, da sein distaler Arm deutlich verbreitert ist und die proximale und die distale Kante des caudalen Arms fast parallel verlaufen. Die AMD liegt jeweils als kleines, rundliches Sklerit in der Mitte zwischen 3Ax und Notumseitenrand, bzw. dem distalen Rand der verlängerten proximalen Kante des 1Ax-Körpers.

Die Medianplatten sind bei allen untersuchten Arten zu einer breiten, gebogenen Platte verschmolzen, die sich zwischen 3Ax und 2Ax schiebt. Welche Anteile dieser Platte der DMP und welche der PMP zuzurechnen sind, ist nicht erkennbar.

Pleural-Region (Abb.62B, 63B, 64B)

Das Fulcrum ist gegenüber dem PWP deutlich verlängert. Die dorsale Fläche ist in der Mitte leicht abgesenkt, so daß ein vorderer und ein hinterer Auflagepunkt für den Halsbereich des 1Ax entstehen. Das Basalare hat einen gegenüber dem Stiel deutlich erweiterten Kopf, der größtenteils von dem cranial gelegenen Rastknopf eingenommen wird. Der frontale Fortsatz ist bei *Leptinotarsa* und *Chrysomela* relativ kurz, bei *Crioceris* lang und breit ausgebildet. Das Subalare ist bei den untersuchten Arten durchweg sehr klein. Bei einigen Individuen von *Crioceris* fehlt es völlig. Das Postnotum aller Arten hat einen langen cranialen Fortsatz, der dem PNP dicht anliegt.

Chrysomelidae: Hispinae

Material: *Cassida* sp.

Notum (Abb.65A)

Der ANP ist ca. 1,5 mal länger als breit. Sein Vorderrand bleibt hinter dem Vorderrand des Notum zurück. Das Ende des ANP trifft in der Mitte der proximalen Kante auf den Kopf des 1Ax. Craniad des MNP hat der Notumseitenrand eine schmale, lang nach vorne gezogene Einbuchtung. Aus der Form und Lage der Einbuchtung resultiert ein neben dem Ende des 1Ax liegender, nach hinten gerichteter hakenförmiger Fortsatz. Der PNP ist als breit ausgezogene, flache Vorwölbung des Notumseitenrandes ausgebildet. Der distale Rand des PNP und seine Basis, abgegrenzt durch den Übergang zum MNP, schließen mit Bezug auf die Spitze des ANP einen Winkel von ca. 5° ein (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.65A,C,D)

Der Hals des 1Ax ist stark eingeschnürt. Der Kopf ist am Vorderrand fast so breit wie der Körper. Seine äußere Ecke trägt einen distad weisenden Fortsatz, der nicht mit dem schräg nach unten gerichteten Fortsatz verbunden ist. Der Körper ist sehr schmal. Die Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax und die disto-craniale Kante des Körpers schließen einen Winkel von ca. 33° ein (Abb.3). Die proximale Ecke des 1Ax-Körpers ist gegenüber der distalen deutlich caudad verlängert.

Der laterale Fortsatz des 2Ax reicht bis deutlich jenseits der Mitte unter den Körper des 1Ax. Das BR ist auf ganzer Länge gleich breit und inseriert an der proximalen Spitze des 2Ax.

Der caudale Arm des 3Ax ist dreieckig und auffallend lang. Seine proximale Kante verläuft gerade und liegt über eine kurze Strecke dem PNP an. Der distale Arm ist relativ schmal und leicht gebogen. Die AMD liegt dicht neben dem Ansatzpunkt der zugehörigen Sehne am 3Ax und ist sehr klein.

Die Medianplatten sind zu einer gebogenen und leicht sklerotisierten Platte verschmolzen, die sich zwischen 3Ax und 2Ax schiebt. Welcher Bereich dieser Platte auf die DMP und welcher auf die PMP zurückgeht, ist nicht erkennbar.

Pleural-Region (Abb.65B)

Das Fulcrum ist in der Aufsicht ausgesprochen lang und nur leicht verbreitert. Es liegt unter dem Kopfbereich des 1Ax. Der PWP ist stark nach vorne gekippt und hat kurz unterhalb des Fulcrum einen deutlichen Knick nach dorsal.

Der Stiel des BA ist sehr schlank und größtenteils mit dem Episternum verschmolzen. Der Rastknopf liegt als leichte Vorwölbung im vorderen Bereich des Kopfes. Der frontale Fortsatz ist breit und kurz. Dabei weist er senkrecht nach oben.

Das Subalare ist sehr klein. Es ist etwa so lang wie breit und steht über einen schwach sklerotisierten Membranstreifen mit dem Postnotum in Verbindung.

Curculionidae

Material: *Phyllobius* sp. 1, *Phyllobius* sp. 2, *Chlorophanus* sp., *Furcipus rectirostris, Otiorhynchus* sp.

Notum (Abb.66A, 67, 68A)

Der ANP ist im Verhältnis zum Notum relativ klein und bleibt deutlich hinter dem Vorderrand des Notum zurück. Er trifft im vorderen Hals- bzw. im hinteren Kopfbereich auf den proximalen Rand des 1Ax. Der MNP ist bei allen untersuchten Arten vollständig reduziert. Der PNP ist kurz und spitz hakenförmig ausgebildet. Zum Ende des PNP hin nimmt der Grad seiner Sklerotisierung deutlich ab. Basis und Spitze des PNP schließen mit Bezug auf die Spitze des ANP einen Winkel von 8° bis 11° ein (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.66A,C,D, 67, 68A,C,D)

Das 1Ax hat einen stark verbreiterten Kopf, der genauso breit ist wie der Körper des 1Ax. Sein Vorderrand weist neben dem schräg nach unten gerichteten Fortsatz einen weiteren, waagerecht nach distal gerichteten Vorsprung auf. Die proximale Ecke des 1Ax-Körpers ist gegenüber der distalen leicht verlängert. Bei den zur Untersuchung verfügbaren Individuen von *Phyllobius* sp. 2 sind die Alae stark rückgebildet. Obwohl die Flügel in angelegtem Zustand nur bis zum Ende des dritten Abdominaltergites reichen, sind alle Elemente der Flügelbasis vorhanden. Nur das 1Ax ist unbeweglich mit dem Notum verschmolzen. Dieser Zustand entspricht den Verhältnissen geringster Reduktion, wie Geisthardt (1974) sie bei den flugunfähigen Weibchen von *Lamprohiza* (Lampyridae) vorfand.

Die proximale Ecke des 2Ax ist deutlich proximo-craniad ausgezogen. Das Basiradiale setzt dementsprechend nicht exakt an der proximalen Kante des 2Ax an. Es ist auch bei *Phyllobius* sp. 2 als schmales, durchgehend sklerotisiertes Band ausgebildet. Der ventro-laterale Fortsatz des 2Ax ragt nicht ganz bis zur Mitte unter den Körper des 1Ax.

Das 3Ax hat einen langen distalen Arm, der bei *Phyllobius* sp. 1 und *Chlorophanus* deutlich caudad gebogen ist. Die proximale Kante des caudalen Arms ist annähernd gerade und hat über eine längere Strecke Kontakt mit dem PNP.

Die Medianplatten sind schwach sklerotisiert, aber als breites, bogenförmiges Element zwischen 3Ax und 2Ax identifizierbar. Es ist nicht erkennbar, welcher Bereich dieses Elements auf die DMP und welcher auf die PMP zurückzuführen ist.

Pleural-Region (Abb.66B, 68B)

Das Fulcrum ist deutlich verbreitert und hat ein Fünftel bis ein Viertel der Länge des 1Ax, unter dessen Kopfbereich es liegt. Das Basalare ist größtenteils nahtlos mit dem Episternum

verschmolzen. Nur von der dorsalen Kante her schiebt sich ein kurzer Membrankeil zwischen Ba und PWP. Der Ba-Kopf trägt im vorderen dorsalen Bereich einen relativ kleinen Rastknopf. Der kurze, breite, frontale Fortsatz weist schräg nach dorsal. Das Subalare ist sehr klein. Bei einzelnen Individuen fehlt es ganz. Die Postalarbrücke hat unterhalb des PNP einen kurzen cranialen Fortsatz, der frei endet, ohne direkten Kontakt zum Sb oder zum PNP zu haben.

Neuropterida

Für die Neuropterida wurden drei Arten der Megaloptera, zwei Arten der Raphidioptera und vier Arten der Planipennia untersucht.

Bei allen untersuchten Vertretern der Neuropterida befindet sich zwischen dem hinteren Bereich des Seitenrandes des Notum und dem 3Ax ein weiteres, als viertes Axillare bezeichnetes Sklerit. Das 1Ax zeichnet sich durch einen sehr kurzen, breiten Körper aus. Das Fulcrum liegt bei allen untersuchten Arten zumindest teilweise unter dem Kopf-Hals-Bereich des ersten Axillare. Zweites und drittes Axillare sind relativ schwach sklerotisiert. Das 3Ax ist in mehrere Sklerite aufgelöst, von denen mit Ausnahme eines stabförmigen Elements alle reduziert sein können.

Planipennia

Material: *Osmylus fluvicephalus, Chrysotropia ciliata, Chrysopa perla, Cueta beieri*

Notum (Abb.69A)

Der ANP ist teilweise als flach gegen das aufgewölbte Notum abgesetzter Fortsatz ausgebildet. Bei *Cueta* ist er völlig reduziert, seine Funktion als Anlagepunkt des 1Ax wird direkt vom Notumrand übernommen. Der ANP überragt niemals den Vorderrand des Notum. Ein MNP ist bei keinem der untersuchten Tiere erkennbar. Der PNP ist lang, schlank und in der Regel leicht nach vorne gebogen. Er ist als 4Ax durch einen nicht sklerotisierten Membranstreifen vom Notum getrennt. Der Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) beträgt bei *Cueta* ca. 32° (Abb.3).

Axillar-Region (Abb.69A,B)

Das 1Ax aller untersuchten Planipennia hat einen sehr kurzen und breiten Körper. Dessen proximales Ende liegt unter dem Rand des Notum, mit dem es beweglich verbunden ist. Der Hals kann relativ gerade und schlank ausgebildet sein, wie bei *Chrysotropia* und *Osmylus*. Teilweise trägt er einen distalen Fortsatz, wie z.B. bei *Cueta* und *Nemoptera*. Ist ein solcher Fortsatz vorhanden, so liegt dieser auf dem Fulcrum. Fehlt dieser Fortsatz, dann befindet sich das Fulcrum unter dem schmalen (*Chrysotropia*) oder leicht verbreiterten (*Osmylus*) Kopf des 1Ax. Der Hals setzt im proximalen Drittel des Körpers an, wobei er sich leicht verbreitert. Der Kopf kann am Vorderrand einen nach distal und ventral gerichteten Fortsatz tragen (*Cueta*), oder er ist einfach abgerundet und nur leicht verbreitert (*Osmylus*, *Chrysotropia*). Der Winkel α zwischen der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers und der Gelenkachse von Notum und 1Ax beträgt ca. 70° (Abb.3).

Das 2Ax ist bei den Vertretern der Planipennia durchweg verhältnismäßig klein und teilweise nur leicht sklerotisiert. Bei *Cueta* ist es plattenförmig und ragt in die Bucht zwischen den distalen Fortsätzen von Kopf und Hals des 1Ax. Von der vorderen distalen Kante entspringt das schmale und kurze Basiradiale. Distal geht das 2Ax in leichte, großflächige

Sklerotisierungen der Flügelmembran über, die wahrscheinlich Reste der Medianplatten sind. Die anderen untersuchten Planipennia besitzen ein leicht gebogenes, streifenförmiges 2Ax, das in der Bucht zwischen Kopf und Körper des 1Ax liegt. Das BR bildet hier wahrscheinlich den vorderen Teil der als 2Ax anzusprechenden Struktur, ist aber nicht deutlich vom eigentlichen 2Ax abgesetzt. Gemeinsam ist allen Varianten des 2Ax ein sehr langer, an der hinteren ventralen Kante ansetzender, stabförmiger Fortsatz, an dem ein Band inseriert, das zum Subalare führt. Der Fortsatz erstreckt sich über nahezu zwei Drittel der Distanz zwischen 2Ax und Sb. Ein weiteres Band verbindet das 2Ax mit dem PWP kurz unterhalb des Fulcrum.

Das 3Ax besteht bei allen untersuchten Arten aus einem relativ langen, schmalen Stab, der caudal leicht gegabelt ist. In dieser Gabel liegt das disto-craniale Ende des 4Ax. Das vordere Ende des 3Ax liegt hinter oder distal neben dem distalen Ende des 1Ax-Körpers. Distal davon liegt in der Regel ein kleines, unregelmäßig geformtes Sklerit. Die Muskulatur des 3Ax inseriert breit auf dem proximalen Rand.

Die Medianplatten sind bei den untersuchten Arten variabel ausgebildet. Allgemein sind sie nur leicht sklerotisiert und unregelmäßig geformt. PMP und DMP sind in der Regel nicht deutlich voneinander getrennt.

Pleural-Region (Abb.70, 71, 72)

Der Gelenkkopf des PWP (Fulcrum) liegt bei allen untersuchten Arten unter dem 1Ax (s. o.). Das Fulcrum ist gegenüber dem PWP leicht erweitert, kurz oval oder rund, mit sehr kleinem Durchmesser. Bei *Chrysotropia* ist der PWP unterhalb des Fulcrum stark nach vorne gebogen, so daß der Gelenkkopf unter dem Kopf des 1Ax liegt. Vom Hinterrand des PWP direkt unterhalb des Fulcrum zieht ein Band zum 2Ax.

Das Basalare ist dem PWP dicht angelagert und bis auf ein kurzes Stück des dorsalen Randes mit diesem verschmolzen. Der hintere dorsale Rand des Ba trägt eine kleine knopfförmige Vorwölbung, hinter der bei angelegtem Flügel eine entsprechende Struktur der ventralen Basis der Subcosta einrastet. Bei *Cueta* ist der basale Bereich des Ba nicht sklerotisiert, so daß eine spangenförmige Struktur entsteht.

Das Subalare ist durchweg sehr lang oval und mit ca. einem Drittel der Notumlänge auffallend groß. Innen verläuft im oberen Drittel oder in der Mitte über die gesamte Länge des Sb ein flacher Grat, der die Muskelansatzflächen voneinander trennt.

Megaloptera

Material: *Sialis lutaria, Chauliodes rastricornis, Corydalus cornutus*

Notum (Abb.73, 74, 76A, 77)

Bei allen untersuchten Arten ist der ANP als flacher Fortsatz gegen das aufgewölbte Notum abgesetzt. Er trifft direkt hinter dem Vorderrand des 1Ax-Kopfes auf dessen proximale Kante. Bei *Sialis* hat er etwa die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, bei *Corydalus* und *Chauliodes* ist er kurz und breit, so daß seine kürzeste Seite dem 1Ax zugewandt ist. Der ANP überragt nie den Vorderrand des Notum. Bei *Sialis* und *Chauliodes* ist keine Struktur erkennbar, die sich als MNP deuten läßt. *Corydalus* hat exakt an der Stelle, an der der proximale Rand des Körpers des 1Ax unter dem Notum liegt, eine minimale Vorwölbung, die möglicherweise den MNP repräsentiert. Bei den drei untersuchten Arten ist der PNP als kurzes, näherungsweise dreieckiges oder quadratisches 4Ax vom Notum getrennt. Bei

Sialis und *Chauliodes* existiert am Notum jeweils noch ein breiter Fortsatz, an dessen Ende das 4Ax liegt. Dieser Fortsatz ist die ursprüngliche Basis des PNP. Bei *Corydalus* fehlt ein vergleichbarer Fortsatz und der Notumrand proximal des 4Ax ist annähernd gerade. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) durch die Spitze und die Basis des 4Ax beträgt bei *Sialis* und *Chauliodes* ca. 23°, bei *Corydalus* ca. 13° (Abb.3, Tab.1).

Axillar-Region (Abb.73, 74, 76A, 77)

Das 1Ax tritt bei den Megaloptera in zwei deutlich unterschiedlichen Formen auf. Bei *Corydalus* und *Chauliodes* ist der Körper des 1Ax relativ großflächig sklerotisiert. Die distale und die caudale Kante schließen einen Winkel von ca. 45° ein. Im proximo-caudalen Bereich befindet sich eine relativ große Aussparung, so daß die Strecke, mit der der Körper des 1Ax dem Notum anliegt, sehr kurz ist. Der Winkel, den die Gelenkachse zwischen 1Ax und Notum und der disto-craniale Rand des 1Ax-Körpers aufspannen (Abb.3), ist bei allen untersuchten Arten größer als 50° (siehe Tab.1). Der Sklerithals entspringt mittig (*Corydalus*) bis distal (*Chauliodes*) am Vorderrand des Körpers. Bei *Chauliodes* ist er in eine enge Schleife gelegt. Er erweitert sich gleichmäßig nach vorne und geht fließend in den Kopf über. Der Kopfvorderrand ist mehr oder weniger gerade abgestutzt. Bei *Sialis* hingegen ist der Körper des 1Ax extrem kurz und breit. Seine proximo-caudale Ecke ist in eine kurze, nach hinten weisende Spitze ausgezogen. Der Hals setzt sehr schmal im proximalen Drittel des Körpers an und erweitert sich gleichmäßig zum Kopf hin. Dessen Vorderrand ist breit abgerundet. Seitlich trägt er im ventralen Bereich eine leichte Erweiterung.

Das 2Ax ist bei *Corydalus* und *Chauliodes* wiederum sehr ähnlich ausgebildet. Es ist eine große, einfach dreieckige Platte, die der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers direkt anliegt. Mittig (*Corydalus*) oder proximal (*Chauliodes*) an der Vorderkante des 2Ax setzt das Basiradiale an, das fast die gesamte Breite des 2Ax einnimmt. Der Übergang vom 2Ax zum BR ist fließend, es ist keinerlei Naht erkennbar. Cranial verschmilzt das BR mit der Basis der Subcosta. *Sialis* hat ein ebenfalls sehr großflächiges 2Ax, dessen Form aber eher viereckig mit sehr großzügig gerundeten Ecken ist. Auch das BR ist ausgesprochen breit und setzt in der Mitte des Vorderrandes des 2Ax an. Cranial endet es breit gerundet, von Membran umgeben. Es ist nicht mit der Basis der Sc verschmolzen. Allen drei Arten gemeinsam ist ein ventro-caudaler Fortsatz des 2Ax, an dem ein Band ansetzt, das zur vorderen oberen Kante des Subalare zieht. Der Fortsatz ist so lang, daß er fast ein Drittel der Distanz zwischen 2Ax und Sb überbrückt. Bei *Sialis* ist die Basis des Fortsatzes noch am dorsalen Hinterrand des 2Ax erkennbar.

Bei *Corydalus* liegen im Bereich des 3Ax drei relativ große und zwei sehr kleine Sklerite, die offensichtlich Reste des 3Ax sind und zusammen seine Funktionen erfüllen. An einem großen, schräg von disto-cranial nach proximo-caudal orientierten Sklerit und einem schmalen, wesentlich kleineren Sklerit, das der proximo-cranialen Kante des großen Sklerits angelagert ist, inserieren die Muskeln des 3Ax. Der Kontakt zwischen diesem muskeltragenden Sklerit und dem 4Ax wird von einem weiteren relativ großen, ovalen Element vermittelt. Zwischen den Analadern und dem Muskelelement liegt das dritte große Sklerit, das relativ gerade und stabförmig geformt ist. Das zweite kleine Element ist in den distalen Spalt zwischen dem Muskelsklerit und dem Verbindungselement zu den Analadern eingefügt. Das 3Ax von *Chauliodes* besteht aus einem grob halbmondförmigen Sklerit, das an seiner langen pro-ximo-cranialen Kante eine kurzen Fortsatz trägt. Die Muskulatur inseriert zwischen diesem Fortsatz und der hinteren, ebenfalls nach cranial gebogenen Spitze. *Sialis* hat ein annähernd dreieckiges 3Ax, das im Verhältnis zu 1Ax und 2Ax etwas

kleiner ist als bei den beiden anderen Arten. Die distale Spitze des Dreiecks geht direkt in eine Analader über. Die Muskeln setzen im vorderen Bereich der proximalen Kante des 3Ax an.

Der Bereich der Medianplatten ist bei allen untersuchten Arten schwach sklerotisiert. PMP und DMP sind nicht identifizierbar. Bei *Corydalus* und *Sialis* liegen relativ großflächige, bogenförmige Sklerotisierungen vor, die wahrscheinlich auf die Medianplatten zurückgehen.

Pleural-Region (Abb.74, 75, 76B, 78)

Der Gelenkkopf des PWP liegt bei allen untersuchten Arten jeweils zu ca. einem Drittel unter dem Kopf/Hals-Bereich des 1Ax. Die übrige Gelenkfläche liegt unter dem angrenzenden Bereich des 2Ax. Im Verhältnis zum PWP ist der Gelenkkopf relativ stark erweitert: bei *Sialis* in einen fast kugelförmigen Kopf, der einen schmalen caudalen Anhang trägt, bei *Corydalus* und *Chauliodes* in einen langgestreckten Kopf mit einer proximalen Erweiterung. Vom Hinterrand des PWP knapp unterhalb des Fulcrum verläuft bei den untersuchten Arten jeweils ein Band zum 2Ax. Bei *Sialis* ist dieses Band zusätzlich sklerotisiert.

Das Basalare ist bei allen drei Arten dorsal erweitert. Es ist fast vollständig mit dem Episternum verschmolzen. Die Abgrenzung zum Episternum ist durch eine Naht äußerlich erkennbar. Im hinteren Bereich des Dorsalrandes befindet sich ein ellipsoider Fortsatz, der bei angelegtem Flügel in eine von der Subcosta-Basis und der Humeralplatte gebildete Aussparung einrastet.

Das Subalare ist relativ einheitlich lang oval ausgebildet. Es hat bei allen untersuchten Arten etwa ein Drittel der Notumlänge.

Raphidioptera

Material: *Agulla adnixa, Raphidia ophiopsis*

Notum (Abb.79)

Der ANP der untersuchten Raphidiopteren ist dem von *Sialis* und dem der Coleoptera sehr ähnlich. Es handelt sich um einen flachen Fortsatz von näherungsweise gleichschenklig dreieckiger Form, der den Vorderrand des Notum nicht überragt. Sein Ende trifft kurz hinter dem Vorderrand des 1Ax-Kopfes auf dessen proximale Kante. Ein MNP ist nicht erkennbar. Kurz vor dem 4Ax ist der Notumseitenrand leicht vorgewölbt. Der PNP ist als kurzes, dreieckiges 4Ax vom Notum abgetrennt. Der Winkel zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3) beträgt ca. 11° (Tab.1).

Axillar-Region (Abb.79)

Der Körper des 1Ax ist kurz und breit mit einem nahezu gerade verlaufenden Hinterrand. Sein proximaler Rand liegt unter dem Notumseitenrand. Der disto-craniale Rand des Körpers und die Gelenkachse zwischen Notum und 1Ax (Abb.3) spannen bei beiden untersuchten Arten einen Winkel von mehr als 70° auf (Tab.1). Im proximalen Drittel des Körpers setzt der verhältnismäßig schmale Hals an. Der Kopf ist nach distal ausgezogen und ca. doppelt so breit wie der Hals. Die Subcosta-Basis hat einen kurzen Vorsprung, der bei geöffnetem Flügel auf dem Vorderrand des 1Ax-Kopfes liegt.

Die Form des 2Ax ähnelt stark der Ausbildung der zweiten Axillaria, wie sie bei den Coleoptera vorkommen (vergl. z.B. Abb.8 etc.). Die Grundform ist annähernd dreieckig,

wobei eine Ecke dem 1Ax zugewandt ist. Die distale Kante ist konvex. Es ist ein langer, ventral gelegener caudaler Fortsatz vorhanden, der über ein Band mit dem Subalare verbunden ist. Die Basis dieses Fortsatzes ist von dorsal erkennbar. Ein weiteres Band verbindet das 2Ax mit dem Hinterrand des PWP. Am Vorderrand der proximalen Spitze des 2Ax inseriert mit relativ breiter Basis das Basiradiale.

Im Bereich des 3Ax sind drei Sklerite erkennbar. Ein stabförmiges Element liegt dem 4Ax an und verläuft schräg nach disto-cranial. Die beiden kurzen Seiten sind flach eingekerbt. Die vordere lange Seite trägt mittig einen schmalen craniad gerichteten Fortsatz. Proximal dieses Fortsatzes liegt das Ende des proximalen Astes des vorderen Sklerits. Dieses ist umgekehrt V-förmig ausgebildet. Am proximalen, vorderen Bereich dieses Astes inseriert die Muskulatur des 3Ax. Neben dem distalen Ast liegt das dritte Sklerit. Es ist schief viereckig mit einem langen, schmalen Fortsatz an der vorderen proximalen Ecke. An der gegenüberliegenden distalen Ecke schließen sich die Analadern an. Bei *Agulla* sind das vordere und das distale der drei Sklerite deutlich schwächer sklerotisiert als das hintere, dem 4Ax benachbarte Sklerit.

Bei beiden untersuchten Arten sind im Bereich der Medianplatten nur kleine, schwach sklerotisierte Flächen vorhanden.

Pleural-Region (Abb.80)

Das Fulcrum ist gegenüber dem PWP deutlich cranio-caudal verlängert und leicht verbreitert. Es liegt zu etwa gleichen Teilen unter dem Kopf des 1Ax und unter der proximalen Ecke des 2Ax. Vom ventralen Hinterrand des Fulcrum verläuft ein Band zum 2Ax.

Das Basalare ist großflächig mit dem Episternum verschmolzen, zum PWP ist es durch eine Naht abgegrenzt. Diese Naht ist gleichzeitig die Achse, um die sich das Ba bei Kontraktion seiner Muskulatur dreht. Der hintere Bereich des Dorsalrandes des Ba trägt einen etwa halbkugeligen Fortsatz. Als Gegenstück zu diesem Fortsatz bilden die Humeralplatte und die Subcosta-Basis eine Klammerstruktur, die bei angelegtem Flügel auf dem Knopf des Ba einrastet und so den Flügel fixiert.

Das Subalare ist etwas mehr als ein Drittel so lang wie das Notum. Es wird durch eine Längsnaht in eine obere und eine untere Hälfte geteilt.

DISKUSSION

Es wird zunächst das Grundmuster des Flügelgelenks der Neoptera rekonstruiert, damit es für den Vergleich mit den bei den Holometabola vorgefundenen Strukturen zur Verfügung steht. Würde man nur Vertreter rezenter Taxa als Außengruppe zum Vergleich heranziehen, liefe man Gefahr, deren Autapomorphien in der Diskussion erhebliches Gewicht beizumessen.

Das Grundmuster der Neoptera

Vergleicht man die in den verschiedenen Gruppen der hemimetabolen Neoptera verwirklichten Ausbildungen der Flügelbasis, so ergibt sich für das Notum die Existenz von drei lateralen Fortsätzen, wie sie in Abb.1 dargestellt sind. Die beiden vorderen Fortsätze, der ANP und der MNP, waren wahrscheinlich kurz, der hintere Fortsatz (PNP) dagegen verhältnismäßig lang ausgezogen. Diese Ausbildung findet sich bei Vertretern der Plecoptera (Snodgrass 1909, 1927, Onesto 1965, Brodskiy 1979a, 1979b), Mantodea (Onesto 1960),

Blattodea (Onesto 1959), Dermaptera (Snodgrass 1909, Onesto 1961, Kleinow 1966), Saltatoria (Snodgrass 1909, Onesto 1963, Wootton 1979, Brodskiy 1987), Psocoptera (Brodskiy 1992), Heteroptera (Betts 1986) und Homoptera (Emeljanov 1977, Brodskiy 1992). Innerhalb der einzelnen Taxa kommt es zu verschiedenen Umbildungen der Notalfortsätze. So kann der PNP, oder ein Teil des PNP, vom Notum getrennt werden, so daß ein sogenanntes viertes Axillare (4Ax) entsteht. Dies ist z.B. von Plecoptera (Brodskiy 1979b, 1994) und Saltatoria (Snodgras 1909) bekannt. In der Regel tritt ein 4Ax nur am Metanotum auf, während das Mesonotum den normalen PNP beibehält. Für das Grundmuster der Neoptera ist ein 4Ax nicht anzunehmen. Eine weitere relativ häufige Umbildung ist die teilweise oder vollständige Reduktion des MNP (Brodskiy 1994, 1992). In besonders ausgeprägter Form ist dies bei den Hemiptera zu finden (Betts 1986, Brodskiy 1992).

Prae- und Postalarbrücken treten in allen Taxa der Pterygota auf (Snodgrass 1909, 1927, Brodskiy 1988, 1992, 1994), so daß ihre Existenz auch für die Stammart der Neoptera angenommen werden kann.

Das 1Ax des Grundmusters der Neoptera war wahrscheinlich dem der rezenten Plecoptera sehr ähnlich (Onesto 1965, Brodskiy 1979b). Ursprünglich ist ein nur in der dorsalen Membran sklerotisiertes Element anzunehmen, das einen langgestreckten, schmalen vorderen Bereich (Kopf/Hals) und einen verbreiterten hinteren Bereich (Körper) aufweist (Abb.1). Das Vorderende ist beweglich mit der Basis der Subcosta verbunden. Es bildet weder einen deutlichen Kopf aus, noch trägt sein Vorderrand ausgeprägte Fortsätze. Der Skleritkörper ist asymmetrisch ausgebildet, mit einem dem Notum anliegenden, relativ langen caudalen Fortsatz und einer bauchigen bis dreieckigen distalen Erweiterung. Der Übergangsbereich zwischen Kopf/Hals und Körper des 1Ax grenzt an den ANP, der mittlere Bereich des 1Ax-Körpers berührt den MNP. Die Verbindung zum Notum ist gelenkig. Die distale Kante vom Vorderende bis zur Spitze der distalen Erweiterung des Körpers bildet eine flache Bucht, in der das 2Ax liegt. Die Verbindung zum 2Ax ist membranös und somit potentiell beweglich. Durch die gebogene Form des Kontaktbereichs ist die Beweglichkeit aber stark eingeschränkt. Erste Axillaria in einer Ausbildung, die der für das Grundmuster der Neoptera hypothetisierten Form sehr ähnlich ist, finden sich neben den Plecoptera (Onesto 1965, Brodskiy 1979a, 1979b) bei Blattodea (Onesto 1959), Mantodea (Onesto 1960), Dermaptera (Onesto 1961, Kleinow 1966) und Saltatoria (Snodgrass 1909, Onesto 1963, Brodskiy 1987). Das 1Ax ist im Grundmuster nicht mit Muskulatur versehen.

Abwandlungen der Grundform finden sich z.B. bei den Caelifera (Saltatoria) (Snodgrass 1909), etwa bei *Locusta migratoria*, bei der in Vorder- und Hinterflügel der proximale, hintere Fortsatz des 1Ax-Körpers bis auf einen kleinen Vorsprung reduziert ist und in deren Hinterflügelgelenk der gesamte Kopf/Hals-Bereich des 1Ax fehlt (Wootton 1979). Eine noch stärkere Reduktion des 1Ax ist bei den Hemiptera zu finden, in deren Flügelgelenken das 1Ax nur als kleines, unregelmäßig geformtes Sklerit erhalten ist (Snodgrass 1909, Emeljanov 1977, Betts 1986).

Das 2Ax der Stammart der Neoptera muß ein sowohl in der dorsalen als auch in der ventralen Flügelmembran sklerotisiertes Element gewesen sein, das in der Ansicht von dorsal halbkreisförmig ausgebildet ist und eine leicht vorgezogene caudale Ecke aufweist (Abb.1). Die breit abgerundete Seite ist dem 1Ax zugekehrt. Nach vorne steht das 2Ax mit der Basis des Radius (= Basiradiale (Onesto 1965)) in Kontakt. Die Verbindung wird über einen schmalen Membranstreifen hergestellt und ist beweglich. An der distalen Kante schließt sich die proximale Medianplatte an, die ebenfalls durch einen Membranstreifen beweglich mit dem 2Ax verbunden ist. Der caudalen Spitze des 2Ax entspringt ein Band, das zum dorso-cranialen Rand des Subalare zieht. Die ventrale Fläche des 2Ax liegt auf dem

Fulcrum. Ein Band verstärkter Membran spannt sich zwischen dem PWP und dem 2Ax und schränkt dessen Beweglichkeit so weit ein, daß sein Abheben vom Fulcrum während des Flügelschlages weitgehend verhindert wird. Muskulatur setzt am 2Ax nicht an. Zweite Axillaria, die dieser Ausbildung relativ nahe kommen, finden sich bei Plecoptera (Snodgrass 1909, Onesto 1965, Brodskiy 1979b), Blattodea (Onesto 1959), Mantodea (Onesto 1960), Dermaptera (Onesto 1961, Kleinow 1966) und Saltatoria (Onesto 1963, Wootton 1979).

Bei den Hemiptera ist das 2Ax im Zuge einer Umbildung des gesamten Flügelgelenkes stark vergrößert (Snodgrass 1909, Emeljanov 1977, Betts 1986). Bei einigen Plecoptera, Blattodea, Saltatoria und Dermaptera kommt es zu einer Verschmelzung von BR und 2Ax (Onesto 1961, 1963, Kleinow 1966, Wootton 1979, Brodskiy 1979, 1987). Bei Vertretern der Blattodea wird dabei das Fulcrum vom eigentlichen 2Ax unter das stark sklerotisierte BR (Brodskiy 1979b) verlagert.

Das 3Ax der Stammart der Neoptera weist - wie das 2Ax - Sklerotisierungen in der dorsalen und in der ventralen Membran auf. Es liegt zwischen dem PNP und der caudalen Ecke des 2Ax. Das dem PNP zugewandte Ende ist schmal, nicht breiter als das Ende des PNP. Nach vorne verbreitert sich das 3Ax deutlich (Abb.1). Die proximale Kante trägt die Ansatzstelle für wahrscheinlich einen Muskel, der vermutlich zum Episternum zieht. Aus einem solchen Muskel sind wahrscheinlich durch Aufspaltung die bei den rezenten Neoptera i.d.R. vorhandenen zwei Muskeln, von denen einer zur Pleuralleiste und einer zum Episternum zieht, hervorgegangen. Die Kontraktion dieser Muskeln bewirkt das Einfalten des Flügels. An die vordere Kante des 3Ax schließt die proximale Medianplatte an, an die distale Kante die Basis der Analadern. Entlang der proximalen Kante des 3Ax und der PMP verläuft von der Spitze des PNP zur cranialen Spitze der PMP eine Falte des Flügelgelenks. Um diese Achse dreht sich das 3Ax mit der anhängenden PMP beim Einfalten des Flügels. Dabei wird das Analfeld unter das Remigium geschlagen.

Das 3Ax ist in allen Taxa starken Variationen unterworfen, so daß eine genaue Rekonstruktion der ursprünglichen Ausbildung schwierig ist. Sehr häufig tritt jedoch eine zumindest angedeutete Gabelung des disto-cranialen Randes auf, was auf die Existenz einer ähnlichen Struktur im Grundmuster hindeuten könnte. Sie findet sich bei einigen Vertretern der Plecoptera (Snodgrass 1909, Onesto 1965, Brodskiy 1979a, 1979b), Blattodea (Onesto 1959), Saltatoria (Onesto 1963) und Hemiptera (Emeljanov 1977, Betts 1986).

Innerhalb der Saltatoria kommt es zu Umbildungen, bei denen teilweise der Ansatzpunkt der Muskulatur vom 3Ax abgetrennt wird und als eigenständiges Sklerit in der Membran liegt (Brodskiy 1987). Ähnliche, wahrscheinlich konvergent entstandene Strukturen sind auch bei den Dermaptera zu beobachten (Onesto 1961, Kleinow 1966).

Die Medianplatten sind Sklerotisierungen der dorsalen Flügelmembran. Die Aufteilung dieser ansonsten einheitlichen Sklerotisierung in die proximale und die distale Medianplatte kommt durch eine zwischen der PMP und der DMP liegende Falte des Flügelgelenks zustande (Abb.1). Die PMP liegt distal des 2Ax und cranial des 3Ax. Proximal und distal wird sie von zwei Falten des Flügelgelenks begrenzt (s.o.). Ihre Verbindung zum 3Ax ist relativ stabil, und beim Einfalten des Flügels macht sie die Drehung des 3Ax mit. Die DMP liegt distal der PMP, sie geht wahrscheinlich auf die Basen von Media und Cubitus zurück, die hier ihren Ursprung haben. Eine sehr ähnliche Ausbildung der Medianplatten ist bei Blattodea und Mantodea zu finden. Bei einigen Vertretern dieser Taxa ist die DMP allerdings mit der Basis des Radius verschmolzen (Onesto 1959, 1960).

Die Medianplatten werden in unterschiedlichster Weise abgewandelt. Bei den Plecoptera ist die PMP deutlich ausgebildet, teilweise jedoch mit dem 3Ax verschmolzen. Die DMP hingegen ist weitgehend reduziert (Onesto 1965, Brodskiy 1979a, 1979b). Eine starke Verkleinerung der PMP tritt bei Saltatoria, Hemiptera und Dermaptera auf (Onesto 1961, Betts 1986, Brodskiy 1987).

Die Tegula (Tg) und die Humeralplatte (H) sind zwei einfache Sklerite an der Basis des Flügelvorderrandes (Abb.1).

Die Humeralplatte entspricht der Basis der Costa. Bei Vertretern vieler rezenter hemimetaboler Neoptera ist sie durch einen membranösen Bereich von der Costa abgesetzt, z.B. bei einigen Saltatoria (Wootton 1979), Blattodea (Onesto 1959), Dermaptera (Onesto 1961) und Heteroptera (Betts 1986).

Die Tegula ist eine relativ schwach sklerotisierte Platte im Vorderrand des Flügels direkt am Übergang zum Notum. Sie ist dicht mit feinen Borsten besetzt, die wahrscheinlich sensorische Funktion haben (Brodskiy 1994).

Die pleuralen Elemente des Flügelgelenks sind der pleurale Flügelgelenkfortsatz (PWP) sowie die Basalar- und Subalarsklerite (Abb.2).

Der PWP ist ein dorsaler Fortsatz der Pleura in Verlängerung der Pleuralleiste. Das dorsale Ende des PWP ist als Gelenkkopf (Fulcrum) ausgebildet, auf dem das 2Ax liegt. Der PWP ist innerhalb der Neoptera ausgesprochen einheitlich ausgebildet. Nur der Winkel, den die Pleuralleiste mit der Körperlängsachse bildet, ist stärkeren Variationen unterworfen. Für das Grundmuster kann ein Winkel von annähernd 90° angenommen werden (Snodgrass 1909, Crampton 1914, Matsuda 1970).

Das Basalare (Ba) ist aus einer Abspaltung des dorsalen Vorderrandes des Episternum hervorgegangen. Von ihm gingen im ursprünglichen Zustand wahrscheinlich fünf Muskeln aus, von denen einer auf dem Trochanter (p-tr2), einer auf der Coxa (p-cx2) und einer auf dem Sternum (p3) inseriert. Zwei weitere, kleinere Muskelzüge inserieren auf dem Praealararm (t-p3) und am vorderen Scutumseitenrand (t-p7). Diese Muskeln wirken als Senker und Extensoren des Flügels, da ihre Kontraktion durch einen Bereich verstärkter Membran auf die Humeralplatte und somit auf den Flügelvorderrand übertragen wird (Snodgrass 1909). Ob das Basalare im Grundmuster völlig vom Episternum getrennt ist, läßt sich aufgrund der rezenten Verhältnisse nicht endgültig entscheiden. In vielen als relativ ursprünglich geltenden Gruppen der Neoptera tritt ein gänzlich vom Episternum getrenntes Ba auf (Snodgrass 1909, Matsuda 1970). Praktisch genauso häufig und gerade auch bei den Plecoptera (Onetso 1965) treten aber Ba auf, die zumindest basal mit dem Episternum verschmolzen sind. Da aufgrund der Ontogenese davon ausgegangen werden kann, daß das Ba als Abspaltung des Episternum entstanden ist (Maki 1938, Matsuda 1970), liegt der Schluß nahe, daß ein zumindest partiell mit dem Episternum verschmolzenes Ba dem Grundmusterzustand entspricht. Mit guter Sicherheit kann davon ausgegangen werden, daß das Ba als einfache Platte ausgebildet und nicht näher mit dem PWP bzw. dem Fulcrum assoziiert ist.

Das Subalare trägt zwei Muskeln, von denen einer auf der Pleura (t-p16/19) und einer auf der Coxa (t-cx8) entspringt. Über eine membranöse Verbindung zum PNP wirken diese Muskeln indirekt auf das 2Ax und das 3Ax ein. Für das Subalare wird allgemein ebenfalls angenommen (Weber 1924, Matsuda 1970), daß es ursprünglich der Pleura angehört. Maki (1938) weist jedoch darauf hin, daß aufgrund der Ontogenie der Subalarmuskeln bei Blattodea und Caelifera (Saltatoria) ein Ursprung des Subalare als hinterer lateraler Bereich des Notum bzw. Postnotum wahrscheinlich ist. Für das Grundmuster der Neoptera wird hier die Existenz von nur jeweils einem Basalare und Subalare angenommen.

Zumindest bei Dermaptera (Onesto 1961), Saltatoria (Onesto 1963) und Mantodea (Onesto 1960) treten rezent zwei Basalare auf (Snodgrass 1909). Hierbei handelt es sich wahrscheinlich um mehrfach unabhängig entstandene Spezialisierungen, da z.T. innerhalb mancher Gruppen sowohl ein als auch zwei Basalare

auftreten (Onesto 1963). Bei einigen Vertretern der Perlidae (Plecoptera) tritt nach Snodgrass (1909) ein zweites Subalare auf.

Direkt an den Elementen des Flügelgelenks inserieren bei der Stammart der Neoptera wahrscheinlich 12 Muskeln (Maki 1938, Kéler 1963, Mickoleit 1969, Matsuda 1970). Neben den sieben Muskeln, die Ba und Sb versorgen (s.o.), ziehen drei weitere Muskeln von der Pleuralleiste zu den Gelenkfortsätzen des Notum (t-p10, t-p12, t-p15) und einer von der Pleuralleiste zum Praealararm (t-p4). Ein Muskel ist zwischen der Pleura und dem 3Ax aufgespannt (t-p13/14) und bewirkt das Einfalten des Flügels.

Das Grundmuster der Holometabola

Aus dem Vergleich der Morphologie der Flügelbasis der Teilgruppen der Holometabola läßt sich schließen, daß der Bau des Flügelgelenks im Grundmuster der Holometabola im wesentlichen mit den Verhältnissen bei der Stammart der Neoptera übereinstimmt. Unterschiede ergeben sich nur in der Ausbildung einzelner Elemente.

Das Notum und seine Fortsätze unterscheiden sich im Grundmuster der Holometabola nur geringfügig von der Stammart der Neoptera. Der deutlichste Unterschied besteht in der zumindest teilweisen Reduktion des Praealararmes. Dieser ist soweit verkürzt, daß er keinen Kontakt zur Pleura hat. Als einziger weit lateral gelegener sklerotisierter Rest bleibt der Insertionspunkt der beiden Muskeln t-p3 und t-p4 erhalten, der als Praealarsklerit bezeichnet wird (Maki 1936, Czihak 1954, Kelsey 1957, Mickoleit 1968, 1971: Subtegula, Baehr 1975: Muskelscheibe). Der ANP ist wie im Grundmuster der Neoptera als flacher Fortsatz gegen das aufgewölbte Notum abgesetzt.

Die drei notalen Gelenkfortsätze unterliegen vielfachen Variationen. So kommt es bei Coleoptera und Neuropterida zur weitgehenden Reduktion des MNP (Abb.47, 69A) (Snodgrass 1909, Ferris & Pennebaker 1939, Ferris 1940). Da aber in wahrscheinlich ursprünglichen Gruppen wie z.B. den Archostemata ein MNP (Abb.8) vorhanden ist (Maki 1936, Baehr 1975, Brodskiy 1988, 1994), kann davon ausgegangen werden, daß auch in der Stammart der Holometabola ein relativ deutlich ausgeprägter MNP vorliegt.

Ein gut ausgebildeter ANP existiert bei allen rezenten geflügelten Holometabola (Snodgrass 1909). Der PNP kann, wie z.B. bei den Strepsiptera und manchen Diptera, vollständig reduziert sein (Snodgrass 1909, Kinzelbach 1971). Eine Abtrennung des PNP als 4Ax ist weit verbreitet und tritt im Mesothorax der Hymenoptera (Snodgrass 1909, 1911), im Meso- und Metathorax der Mecoptera (Abb.82) (Mickoleit 1967, 1968, 1971), im Metathorax der Neuropterida (Abb.69A, 76A) (Maki 1936, Ferris & Pennebaker 1939, Kelsey 1957) und im Metathorax der Lepidoptera (Snodgrass 1909, Ivanov 1995) auf.

Die Axillarsklerite weisen praktisch keine Unterschiede zum Grundmuster der Neoptera auf. Auch für die Stammart der Holometabola muß ein 1Ax angenommen werden, dessen proximaler Rand caudal lang ausgezogen ist. Ein derartiger Zustand des 1Ax ist bei Vertretern von Coleoptera (Abb.8, 11, 13, 16A, 18A etc.) (Snodgrass 1909, Kukalová-Peck & Lawrence 1993, Baehr 1975), Hymenoptera (Snodgrass 1909, 1911, Weber 1926), Lepidoptera (Snodgrass 1909, Weber 1924, Onesto 1959, Sharplin 1963, Ivanov 1995), Trichoptera (Crampton 1919), Diptera (Snodgrass 1909) und Strepsiptera (Kinzelbach 1971) zu finden. Dem Grundmuster am nächsten stehen wahrscheinlich Vertreter der Symphyta (Hymenoptera) sowie der Archostemata und Adephaga (Coleoptera).

Die genaue Ausbildung des 2Ax für das Grundmuster der Holometabola zu rekonstruieren ist problematisch, da es innerhalb der Holometabola relativ starken Variationen unterliegt (Snodgrass 1909, Matsuda 1970). Geht man davon aus, daß das Flügelgelenk der ursprünglichen Coleoptera dem der Stammart der Holometabola recht nahe kommt, so dürfte das 2Ax im Grundmuster der Holometabola wenig von dem der Stammart der Neoptera abweichen.

Die Verbindung zwischen dem Vorderrand des 2Ax und dem BR ist wahrscheinlich durch eine durchgehende Sklerotisierung stabilisiert.

Auch das 3Ax der Stammart der Holometabola unterscheidet sich in Form und Lage kaum von dem des Grundmusters der Neoptera. Eine wesentliche Veränderung betrifft jedoch die Muskelversorgung. Der einzelne Muskel, der bei der Stammart der Neoptera das 3Ax mit der Pleura verbindet, hat sich aufgespalten. Somit liegen nun zwei Muskeln vor, von denen einer zur Pleuralleiste (t-p14) und einer zum Episternum (t-p13) zieht (Maki 1938, Matsuda 1970, Brodskiy 1988).

Im Bereich der Medianplatten kommt es innerhalb der Holometabola zu vielfältigen Umbildungen, Verschmelzungen und Reduktionen. So ist bei den Neuropterida die PMP sehr klein und dem 3Ax dicht angelagert. Die DMP hingegen ist durch großflächige leichte Sklerotisierungen stark erweitert (Maki 1936, Ferris & Pennebaker 1939, Ferris 1940). Bei den Lepidoptera ist die DMP häufig aufgelöst. Als ihre Reste können die verbreiterten Basen von Media, Cubitus anterior und Cubitus posterior interpretiert werden. Die PMP ist, soweit vorhanden, sehr klein und cranial des 3Ax gelegen. Oft fehlt sie vollständig (Weber 1924, Onesto 1959, Sharplin 1963, Ivanov 1995). Vertreter der Hymenoptera besitzen in der Regel nur eine Medianplatte, die von ihrer Lage her als DMP identifiziert werden kann (Snodgrass 1909, 1911, Weber 1926). Bei den Mecoptera sind beide Medianplatten in Form und Größe etwa gleich (Mickoleit 1967, 1968, 1971).

Daraus kann man schließen, daß im Grundmuster der Holometabola beide Medianplatten vorhanden sind und daß sich ihre Ausgestaltung nicht wesentlich von der Stammart der Neoptera unterscheidet.

Die Humeralplatte ist bei nahezu allen Holometabola zumindest als vergrößerte Basis der Costa vorhanden (Snodgrass 1909). Ob sie im Grundmuster der Holometabola von der Costa getrennt ist, kann aufgrund der rezenten Verhältnisse nicht eindeutig entschieden werden. Der ventrale Bereich der Humeralplatte ist an einem Rastmechanismus mit dem Ba beteiligt (siehe dort).

Die Tegula liegt bei der Stammart der Holometabola wahrscheinlich in ähnlicher Ausprägung vor wie im Grundmuster der Neoptera. Bei einigen Vertretern der Holometabola erfährt sie eine teilweise extreme Vergrößerung. Eine stark erweiterte Tegula tritt am Vorderflügel der Hymenoptera, Lepidoptera, Trichoptera und Diptera auf (Snodgrass 1909, Crampton 1919, Matsuda 1970, Ivanov 1995). Zumindest bei Hymenoptera und Lepidoptera ist eine Schutzfunktion für das Flügelgelenk sehr wahrscheinlich.

Der PWP der Stammart der Holometabola unterscheidet sich in seiner Ausbildung nicht von dem der Stammart der Neoptera.

Basalare und Subalare liegen im Grundmuster der Holometabola mit großer Wahrscheinlichkeit einzeln vor. Das Basalare ist dem PWP dicht angelagert. Basal ist es höchstwahr-

scheinlich mit dem Episternum verschmolzen. Es trägt an seinem dorsalen Rand Strukturen, über die die ventrale Basis der Costa und/oder der Subcosta beim Ein- und Auffalten des Flügels abrollen. Ein mit dem Episternum assoziiertes Ba ist innerhalb der hemimetabolen Neoptera bei Psocopteren (Snodgrass 1909, 1927, Badonnel 1934) und Hemipteren (Taylor 1918) weit verbreitet. Es kann angenommen werden, daß es sich dabei um eine Synapomorphie von Holometabola und Acercaria - der potentiellen Schwestergruppe der Holometabola - handelt (Kristensen 1981). Alternativ könnte diese Ausbildung des Ba konvergent bei Acercaria und bei der Stammart der Holometabola entstanden sein. In diesem Fall ist das Ba in seiner beschriebenen Form eine Autapomorphie der Holometabola.

Das Ba trägt dorsal im hinteren Bereich eine knopfartige Erweiterung, die mit den ventralen Bereichen der Basis der Subcosta und der Humeralplatte einen Rastmechanismus bildet, der den Flügel in der Ruhelage fixiert. Dieser Rastmechanismus ist mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Autapomorphie der Holometabola. Die veränderte Struktur des Basalare und die zumindest leichte Vergrößerung seiner Muskulatur bewirken außerdem eine stärkere Beteiligung am Flügelabschlag. Eine derartige Ausprägung findet sich zum Beispiel bei Mecoptera (Abb.81) (Mickoleit 1967, 1968, 1971), Neuropterida (Abb.73, 80) (Maki 1936, Ferris & Pennebaker 1939, Ferris 1940, Kelsey 1957), Trichoptera (Malicky 1973) und Coleoptera (Abb.10) (Bauer 1910, Doyen 1965, Larsén 1966, Baehr 1975, Schneider 1987).

Wie im Grundmuster der Neoptera ist das Subalare im Grundmuster der Holometabola als einfache Skleritplatte ausgebildet, die über einen kräftigen Membranstreifen mit dem PNP verbunden ist. Möglicherweise ist es bei der letzten gemeinsamen Stammart der Holometabola und ihrer potentiellen Schwestergruppe - den Acrecaria - zur Aufspaltung des zur Pleura ziehenden Muskels in einen zum Epimeron führenden (t-p16) und einen zur Pleuralleiste führenden Strang (t-p19) gekommen, so daß insgesamt drei Muskeln am Sb inserieren (Maki 1938, Matsuda 1970). Hier besteht theoretisch wieder die Möglichkeit einer konvergenten Entwicklung bei den Acercaria und den Holometabola. In diesem Fall ist die Versorgung des Sb mit drei Muskeln eine Autapomorphie der Holometabola.

Die sonstige Muskelausstattung der Flügelgelenkelemente ist im Vergleich zum Grundmuster der Neoptera nicht verändert.

Neuropterida

Das Grundmuster

Der Vergleich von Vertretern der drei Teilgruppen der Neuropterida - Raphidioptera, Megaloptera und Planipennia - ergibt unter Berücksichtigung der Annahmen für das Grundmuster der Holometabola folgende Merkmalszustände für die Stammart der Neuropterida:

Der vordere notale Gelenkfortsatz (ANP) ist deutlich ausgebildet und als flacher dreieckiger Anhang vom aufgewölbten Notum abgesetzt. Er ist im Hinterflügel etwas größer als im Vorderflügel. Der MNP ist praktisch vollständig reduziert. Der PNP des Mesothorax ist schlank und relativ lang. Im Metathorax ist der PNP vom Notum getrennt und vermittelt als frei in der Membran liegendes, langes und schmales 4Ax zwischen Notum und 3Ax. Bei diesem Zustand des PNP handelt es sich wahrscheinlich um eine Autapomorphie der Neuropterida.

Als Reste des reduzierten Praealararms liegen ein bis zwei Praealarsklerite als Muskelansatzstellen in der Membran cranial des lateralen Vorderrandes des Notum. Postnotum und

Postalararm sind gut ausgebildet. Der Postalararm steht mit dem Epimeron in Verbindung. Rezent finden sich Nota mit sehr ähnlichen Ausbildungen bei Sialidae (Abb.73) (Czihak 1954), Corydalidae (Abb.76A, 77) (Snodgrass 1909, Maki 1936, Kelsey 1957), Raphidioptera (Abb.79) (Ferris & Pennebaker 1939) und Planipennia (Ferris 1940).

Für das 1Ax ist ein Zustand anzunehmen, der den Verhältnissen bei den Sialidae (Abb.73), Raphidioptera (Abb.79) (Ferris & Pennebaker 1939) und einigen Planipennia (Abb.69A, 69B) sehr nahekommt. Im Unterschied zum Grundmuster der Holometabola besitzt das 1Ax der Neuropteriden-Stammart keine caudale Verlängerung des Proximalrandes. Der Hinterrand des 1Ax ist konkav, so daß proximal und distal zwei caudad weisende, etwa gleich lange Spitzen entstehen. Der Körper des 1Ax ist im Verhältnis zu seiner Breite und zur Gesamtlänge des 1Ax sehr kurz (Abb.69A, 73). Die Ansatzstelle des 1Ax-Halses teilt dessen Körper so, daß zwei Drittel seiner Breite distal und ein Drittel proximal der Ansatzstelle liegen. Der Hals des 1Ax ist schmal, der Übergang zum wenig verbreiterten Kopf fließend.

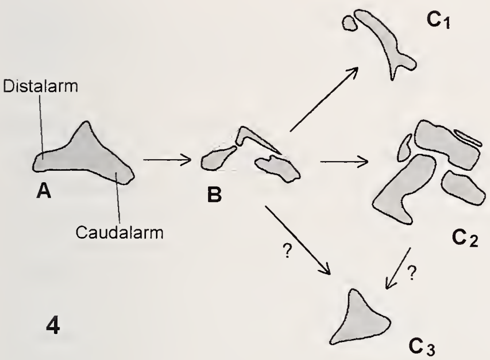


Abb.4A-C_3: Schema zur möglichen Evolution des 3Ax bei den Neuropterida. A: 3Ax der Stammart der Neuropterida. B: 3Ax der Raphidioptera. C_1: 3Ax der Planipennia. C_2 & C_3: 3Ax der Megaloptera.

Für die Form des 2Ax im Grundmuster der Neuropterida kommen zwei Varianten in Frage:

1.) Ein im Verhältnis zum 1Ax großes 2Ax mit einem sehr breiten, angeschmolzenen BR. Die Form des Komplexes 2Ax/BR kommt wahrscheinlich den Verhältnissen bei *Sialis* (Abb.73) oder *Chauliodes* (Abb.76A) nahe.

2.) Ein 2Ax, das verglichen mit dem 1Ax relativ klein ist und an ein schmales BR grenzt, wie bei Vertretern der Planipennia (*Cueta beieri* (Abb.69A) oder *Osmylus fulvicephalus*).

Im ersten Fall ist die Ausbildung von 2Ax und BR bei den Planipennia eine Autapomorphie dieses Taxon oder einer seiner Teilgruppen. Trifft die zweite Variante zu, so ist der Zustand von 2Ax und BR bei den Megaloptera und den Raphidioptera als Synapomorphie dieser beiden Taxa zu werten. Da nur sehr wenige Vertreter der Planipennia zur Untersuchung zur Verfügung standen, ist es hier nicht möglich, diese Frage zu entscheiden.

Sehr wahrscheinlich eine Autapomorphie der Neuropterida ist die auf mehr als zwei Drittel ihrer Länge sklerotisierte Verbindung von der ventralen, hinteren Spitze des 2Ax zum Sb. Im Grundmuster der Holometabola und wahrscheinlich auch der Neoptera ist sie als Band angelegt. Diese Sklerotisierung findet sich in dieser Form bei allen untersuchten Vertretern der Neuropterida.

Das 3Ax der Stammart der Neuropterida entspricht wahrscheinlich weitgehend dem der Stammart der Holometabola. Das heißt, es handelt sich um ein relativ kompaktes Gebilde,

das zwischen dem 4Ax und dem distalen Ende des 1Ax liegt (Abb.4). Am proximo-cranialen Rand liegt der wahrscheinlich leicht erweiterte Ansatzpunkt der Muskulatur. Bei Raphidioptera (Abb.79) und Megaloptera (Abb.77) finden sich 3Ax in ähnlicher Ausbildung, mit dem Unterschied, daß keine komplette Sklerotisierung mehr vorliegt. Die stärkste Abwandlung des Grundmusters findet sich bei Vertretern der Planipennia (Abb.69), bei denen das 3Ax nur noch als schmaler Stab ausgebildet ist (Abb.4). Die Muskulatur des 3Ax entspricht mit zwei Muskeln (t-p13, t-p14) der des Grundmusters der Holometabola (Mickoleit 1969).

Die Medianplatten sind nur leicht sklerotisiert und stark reduziert. Aufgrund der sehr variablen Ausbildung der Medianplatten bei den rezenten Neuropterida ist die genaue Form für das Grundmuster im Rahmen dieser Untersuchung nicht zu ermitteln. Es kann aber davon ausgegangen werden, daß die PMP deutlich kleiner ist als die DMP.

Die Humeralplatte ist mit der Costa verschmolzen und nur als leichte Verbreiterung und stärkere Sklerotisierung der Basis der Costa erkennbar (Ferris & Pennebaker 1939, Ferris 1940).

Die Tegula ist in Vorder- und Hinterflügel als weichhäutige, relativ dicht mit Borsten besetzte Aufwölbung zwischen vorderem Notumseitenrand und Basis der Costa (= Humeralplatte) ausgebildet (Maki 1936, Ferris & Pennebaker 1939, Ferris 1940).

Der PWP der Stammart der Neuropterida unterscheidet sich in seiner Form nicht von dem der Stammart der Holometabola, seine Lage ist allerdings leicht verändert: Bei den rezenten Neuropterida liegt eine Verschiebung des Fulcrum, das im Grundmuster der Holometabola und der Neoptera mit dem 2Ax artikuliert, in Richtung des 1Ax vor. Bei den Megaloptera und Raphidioptera ist diese Verschiebung nicht vollständig. Das Fulcrum ist hier etwas länger und breiter. Es liegt mit seinem vorderen, proximalen Drittel unter dem Kopf/Hals-Bereich des 1Ax und mit den hinteren, distalen zwei Dritteln unter dem 2Ax (Abb.74). Bei den Planipennia ist es komplett unter den Kopf/Hals-Bereich des 1Ax verlagert (Abb.69B). Aus diesen Verhältnissen kann geschlossen werden, daß im Grundmuster der Neuropterida das Fulcrum zumindest teilweise unter dem 1Ax liegt.

Das Ba ist bei der Stammart der Neuropterida nahezu vollständig mit dem Episternum verschmolzen. Nur das dorsale Ende ist durch eine schmale Einkerbung vom PWP abgesetzt. Es trägt an der Außenseite eine druckknopfartige Vorwölbung. Mit diesem Knopf korrespondiert eine von den ventralen Basen der Subcosta und der Costa (Humerus) gebildete Bucht, die bei angelegtem Flügel auf dem Knopf des Ba einrastet und den Flügel in der Ruhelage arretiert (Abb.75) (Ferris & Pennebaker 1939). Die Muskeln des Ba unterscheiden sich nicht von denen im Grundmuster der Neoptera oder der Holometabola: Drei Hauptmuskeln ziehen von der Sehnenkappe des Ba zum Sternum (p3), zur Coxa (p-cx2) und zum Trochanter (p-tr2). Außerdem entspringen zwei kleinere Muskeln der dorsalen Fläche der Sehnenkappe des BA und inserieren am Praealarsklerit (t-p3) und am ANP (t-p7) (Miller 1933, Maki 1936, Korn 1934, Czihak 1954, Kelsey 1957, Mickoleit 1969, Matsuda 1970).

Das Subalare ist eine schlanke, auffallend lang-ovale Platte - sie erreicht ca. ein Drittel der Notumlänge - mit einer Längsnaht im dorsalen Drittel. Ihre Form und Lage ist innerhalb der rezenten Neuropterida sehr stabil (Abb.71, 75, 76B, 78, 80) (Maki 1936, Ferris & Pennebaker 1939, Ferris 1940, Kelsey 1957). Subalaria sehr ähnlicher Ausbildung finden sich auch bei Mecopteren und Coleopteren, so daß davon ausgegangen werden kann, daß

es sich hier um einen plesiomorphen Zustand handelt. Die Muskelausstattung des Sb entspricht mit drei Muskeln (t-p16, t-p19, t-cx8) der des Grundmusters der Holometabola.

Die Muskulatur der notalen Gelenkfortsätze und des Praealararmes entspricht den Verhältnissen des Grundmusters der Holometabola (Mickoleit 1969).

Autapomorphien der Neuropterida

Aus der obigen Rekonstuktion des Grundmusters der Neuropterida können einige Merkmale als potentielle Autapomorphien des Taxon hervorgehoben werden.

Der als 4Ax vom Metanotum abgetrennte, relativ lange, schlanke PNP ist mit hoher Wahrscheinlichkeit ein abgeleitetes Merkmal der Neuropterida. Im Grundmuster der Holometabola ist ein stabförmiger, nicht vom Notum getrennter PNP anzunehmen, wie er z.B. bei einigen Lepidoptera, Trichopera und Coleoptera vorliegt (Abb.8) (Snodgrass 1909, Brodskiy 1994).

Ebenso mit großer Wahrscheinlichkeit autapomorph ist die partielle Verlagerung des Fulcrum unter den Kopf/Hals-Bereich des 1Ax. Der ursprüngliche Zustand einer Gelenkung zwischen 2Ax und Fulcrum, wie er für das Grundmuster der Holometabola anzunehmen ist, ist bei den meisten Vertretern der Holometabola vorzufinden, wie z.B. bei Archostemata (Coleoptera), Lepidoptera (Sharplin 1963, Ivanov 1995), Diptera (Ennos 1987) und bei nicht holometabolen Neoptera (Brodskiy 1979b).

Die Gestalt des 1Ax, insbesondere die seines Körpers, ist ebenfalls als abgeleitetes Merkmal der Neuropterida anzusehen. Ein kurzer, breiter Körper ohne langen proximo-caudalen Fortsatz ist in allen Teilgruppen der Neuropterida vertreten (Abb.69A, 73, 79). Ein dem Grundmuster der Holometabola nahestehendes 1Ax mit einer langen proximalen Ecke und konkavem Hinterrand konnte hingegen nicht nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu treten erste Axillaria in einer für die Holometabola wahrscheinlich ursprünglichen Form in allen anderen Teilgruppen der Holometabola mit Ausnahme der Mecoptera (Mickoleit 1967, 1968, 1971) auf (Snodgrass 1909). Daraus ist zu folgern, daß die abgeleitete Form des 1Ax mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Synapomorphie der Raphidioptera, Planipennia und Megaloptera ist.

Gleiches gilt für das Band zwischen dem 2Ax und dem Subalare, das - ausgehend vom 2Ax - auf ca. zwei Drittel seiner Länge sklerotisiert ist.

Die Verhältnisse innerhalb der Neuropterida

Die Strukturen des Flügelgelenks unterliegen innerhalb der Neuropterida einigen Veränderungen, die Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Teilgruppen des Taxon zulassen.

Megaloptera + Raphidioptera

Das ursprünglich schlank stabförmige 4Ax des Metathorax ist nur bei Megaloptera und Raphidioptera kurz und kompakt geformt (Abb.73, 76A, 77, 79). Dies kann als Synapomorphie der beiden genannten Taxa gewertet werden.

Als Teiltaxon der Megaloptera sind die Corydalidae durch die abgeleitete Gestalt des 1Ax des Hinterflügels charakterisiert. Der Körper des 1Ax ist sehr großflächig und schräg distocaudal leicht verlängert. Desweiteren besitzen sie einen sehr charakteristisch geformten ANP, der fast viermal breiter als lang ist (Abb.76A, 77). Diese Form kann gegenüber dem

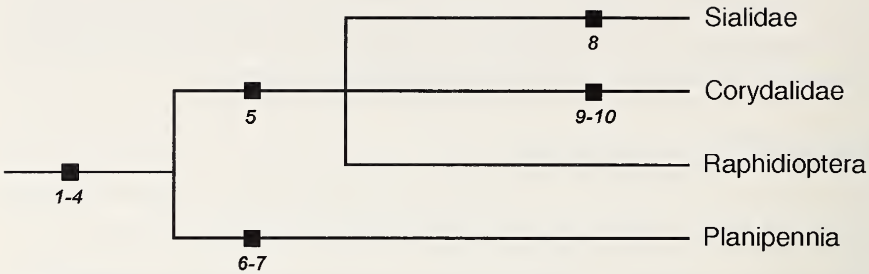


Abb.5: Verwandtschaftsverhältnisse der Teilgruppen der Neuropterida. Autapomorphien der jeweiligen Taxa: **1-4**: 4Ax vorhanden; Fulcrum liegt unter 1Ax und 2Ax; 1Ax-Körper kurz und breit; Sehne zwischen 2Ax und Sb auf zwei Dritteln der Länge sklerotisiert. **5**: 4Ax kurz und kompakt. **6-7**: Fulcrum liegt unter dem 1Ax; Rastmechanismus zwischen Ba und BSc / H reduziert. **8**: Verbindung zwischen 2Ax und PWP sklerotisiert. **9-10**: 1Ax-Körper schräg, proximale Kante ausgestanzt; ANP kurz und breit.

bei den Sialidae vorhandenen grundmusternahen ANP (Abb.73) als abgeleitet angesehen werden.

Die Sialidae zeichnen sich durch die oberflächliche Sklerotisierung des Bandes zwischen dem PWP und dem 2Ax (Abb.75) aus.

Planipennia

Bei allen untersuchten Vertretern der Planipennia liegt das Fulcrum vollständig unter dem 1Ax. Geht man davon aus, daß im Grundmuster der Neuropterida das 2Ax noch an der Gelenkung beteiligt ist, so ist die komplette Verlagerung des Fulcrum unter das 1Ax eine Autapomorphie der Planipennia. Ein weiteres möglicherweise apomorphes Merkmal ist die Verkleinerung des Rastmechanismus zwischen Ba und ventralem Flügelvorderrand. Diese Verkleinerung betrifft sowohl den Rastknopf des Ba als auch die Struktur in der ventralen Flügelbasis, die den Rastknopf aufnimmt. Die Humeralplatte ist an der Bildung dieser Struktur nicht mehr beteiligt.

Daraus ergeben sich für die Neuropterida folgende Verwandtschaftsverhältnisse (Abb.5): Planipennia+(Raphidioptera+Megaloptera). Durch potentielle Autapomorphien abgesichert sind dabei die Neuropterida insgesamt, die Planipennia, das Taxon Raphidioptera + Megaloptera und innerhalb der Megaloptera die Corydalidae und die Sialidae.

Diese Interpretation der Verwandtschaftsverhälnisse wird unterstützt durch Untersuchungen zur Morphologie der Larvalaugen der Neuropterida durch Paulus (1986), die ebenfalls ein Schwestergruppenverhältniss zwischen Megaloptera und Raphidioptera wahrscheinlich machen. Zu dem gleichen Ergebnis kommen Achtelig & Kristensen (1973) aufgrund der Untersuchung von Larvalmerkmalen sowie Achtelig (1975) auf der Basis ethologischer Merkmale und des Baues der Strukturen des Abdomen.

Coleoptera

Das Grundmuster

Aus der Untersuchung diverser Vertreter der Coleoptera läßt sich für das Grundmuster des Hinterflügelgelenks folgende Ausprägung ableiten (die Situation des Gelenks der Vorderflügel ist wegen der Elytrenbildung grundsätzlich verschieden und wird hier nicht berücksichtigt):

Der ANP ist wie im Grundmuster der Holometabola als flacher, relativ lang ausgezogener Fortsatz vom aufgewölbten Notum abgesetzt. Der MNP ist sehr klein und nur durch eine flache Einbuchtung des Seitenrandes des Notum begrenzt. Er liegt hinter dem Ende des 1Ax und ist mit diesem durch ein Band verbunden. Der PNP ist lang und kräftig ausgebildet. Er reicht bis auf die Höhe des MNP nach vorne. Disto-cranial ist er deutlich verbreitert. Mit dem caudalen Ende des 2Ax ist er durch ein Band verbunden. Ein Praealarsklerit ist als Rudiment des Praealararmes vorhanden. Der Postalararm ist gut ausgebildet und hat Kontakt mit dem Epimeron (z.B. Abb.8, 19).

Das 1Ax hat im Grundmuster der Coleoptera einen ausgeprägten, breiten Kopf, dessen Vorderrand nach ventral umgebogen ist. Der Halsbereich ist durch eine starke Einschnürung deutlich von Kopf und Körper des Sklerits abgesetzt. Der Körper des 1Ax ist breiter als der Kopf. Der dem Notum anliegende Rand ist in einen langen caudalen Fortsatz ausgezogen. Dieser ist durch ein Band mit dem MNP verbunden (s.o.). Das 1Ax ist beweglich mit dem Notum verbunden. Durch die Anlagepunkte des Kopfes am ANP und des Körpers am Notumseitenrand läßt sich eine Achse legen, um die sich das 1Ax dreht. Diese Achse spannt mit der disto-cranialen Kante des Körpers des 1Ax einen Winkel von mehr als 50° auf (Abb.3). Dieser Zustand wurde wahrscheinlich aus dem Grundmuster der Holometabola übernommen, da er auch bei Neuropterida und Mecoptera zu finden ist (Snodgrass 1909, Ferris & Pennebaker 1939, Mickoleit 1967, 1968, 1971).

Das 2Ax ist der disto-cranialen Kante des Körpers des 1Ax dicht angelagert; es ist annähernd dreieckig. Eine relativ breit gerundete Ecke liegt in der Bucht, die von Körper, Hals und Kopf des 1Ax gebildet wird. Am stärksten sklerotisiert sind der craniale und der proximo-caudale Randbereich des 2Ax (Abb.3). Der proximo-caudale Rand ist in einen caudad gerichteten Fortsatz ausgezogen, der unter der distalen Spitze des Körpers des 1Ax hindurchführt und durch ein Band mit dem PNP verbunden ist. Ein weiteres Band verbindet das 2Ax mit der latero-caudalen Fläche des PWP kurz unterhalb des Fulcrum. Am Vorderrand der proximalen Spitze des 2Ax entspringt das BR. Es zieht als schmaler, sklerotisierter Streifen schräg nach vorne.

Die Form des 3Ax ist sehr charakteristisch. Es besitzt einen caudalen Arm, dessen proximale Kante S-förmig geschwungen ist. Im vorderen Bereich läuft ein Grat transversal über das 3Ax, an dessen proximalem Rand eine Sehne ansetzt. Distal flacht der Grat allmählich ab und läuft leicht zugespitzt aus. Die Sehne, die am proximalen Rand des Grates ansetzt, zieht zu einem kleinen Sklerit (AMD) in der Membran zwischen 1Ax und 3Ax, das als Insertionspunkt für die Muskeln t-p13 und t-p14 fungiert.

Axillarsklerite und Nota in ähnlicher Ausprägung treten mit allen oder einem Teil dieser Merkmale in allen Teilgruppen der Coleoptera auf (z.B. Abb.8, 19, 44A, 39). Dem Grundmuster besonders nahe stehen wahrscheinlich die Archostemata (Abb.8 bis 17).

Die Medianplatten sind in ihrer Lage gegenüber dem Grundmuster der Holometabola leicht verändert. Die DMP ist in Richtung 2Ax verlängert, und die von der Spitze des 1Ax zur Spitze des 3Ax verlaufende Falte des Flügelgelenks trennt nicht die DMP von der PMP, sondern läuft durch beide Medianplatten (z.B. Abb.8).

Die Humeralplatte ist als verbreiterte Basis der Costa ausgebildet. Ventral ist sie an dem Rastmechanismus zwischen Ba und der Basis der Subcosta beteiligt. Eine Tegula fehlt.

Der PWP unterscheidet sich in seiner Ausbildung nicht von den Verhältnissen im Grundmuster der Holometabola. Das Fulcrum liegt unter der proximalen Spitze des 2Ax.

Dieser Zustand ist rezent nur noch bei Vertretern der Archostemata zu finden (Abb.11, 13, 16A, 12, 14, 16B, 17).

Das Basalare ist in einen Stiel- und einen Kopfbereich unterteilbar. Der Stiel ist an seiner Basis mit dem Episternum verschmolzen. Der Kopf ist stark erweitert. Er trägt lateral eine Vorwölbung, die bei angelegtem Flügel in eine von der ventralen Sc-Basis und der Humeralplatte gebildete Aussparung einrastet und so den Flügel in der Ruhelage fixiert. An der Vorderkante des Kopfes befindet sich eine relativ lange, dorsad gerichtete Platte, die mit der Basis von Costa und Subcosta verbunden ist (z.B. Abb.9, 10). An der Innenseite des Ba setzt über eine sklerotisierte Sehne eine große Sehnenkappe an, die als Insertionspunkt für die drei Hauptmuskeln (p3, p-cx2, p-tr2) des Ba dient.

Das Subalare liegt als relativ große, ovale Platte leicht schräg gestellt unter dem PNP, mit dem es durch einen verstärkten Membranstreifen verbunden ist (z.B. Abb.9, 10).

Die Muskelausstattung der Gelenkelemente weicht im Grundmuster der Coleoptera nicht vom Grundmuster der Holometabola ab (Bauer 1910, Stellwaag 1914, Larsén 1966, Mickoleit 1969, Baehr 1975, Beutel 1986, Belkaceme 1991).

Das Grundmuster des Hinterflügelgelenks der Coleoptera, so wie es aus den Verhältnissen bei den rezenten Coleoptera und den Annahmen für das Grundmuster der Holometabola rekonstruiert werden kann, ist in fast allen Einzelheiten bei vielen Vertretern der heutigen Archostemata verwirklicht (Abb.11, 13, 16A, 12, 14, 16B). Abweichungen treten nur bei *Priacma serrata* auf, bei dem das Fulcrum zur Hälfte unter den Kopf des 1Ax verlagert ist (Abb.8, 9, 10), und bei *Micromalthus debilis*, bei dem wohl, bedingt durch die geringe Körpergröße, die Medianplatten und der PNP reduziert bzw. schwach sklerotisiert sind (Abb.17).

Autapomorphien der Coleoptera

Obwohl das Hinterflügelgelenk der Stammart der Coleoptera in seiner grundsätzlichen Ausbildung dem Grundmuster der Holometabola sehr nahesteht, existieren im Detail doch eine Reihe potentiell autapomorpher Bildungen.

Für das Grundmuster der Holometabola ist ein relativ langer, annähernd stabförmiger PNP anzunehmen. Bei den Coleoptera ist der PNP distal verbreitert. Dieser Zustand ist bei Archostemata und Adephaga zu beobachten (z.B. Abb.8, 18A) und als autapomorphes Merkmal der Coleoptera zu werten.

Das 1Ax weist eine wahrscheinlich apomorphe Veränderung insofern auf, als der vordere Abschnitt im Verhältnis zum Hals auf charakteristische Art stark verbreitert und somit erst deutlich als Kopf ausgebildet ist.

Die Muskulatur des 3Ax inseriert bei den Coleoptera nicht direkt am 3Ax, sondern an einem kleinen Sklerit (AMD) (= Praeaxillarsklerit von Belkaceme 1991) in der Membran zwischen 1Ax bzw. Notum und 3Ax (z.B. Abb.8, 47). Dieses Sklerit kann entweder durch Abspaltung vom 3Ax oder durch Neubildung in Form einer Sklerotisierung in der gemeinsamen Sehne der beiden Muskeln t-p13 und t-p14 entstanden sein. Bei anderen Holometabola ist ein derartiges Sklerit nicht nachweisbar, so daß es wahrscheinlich ein abgeleitetes Merkmal der Coleoptera darstellt.

Ein weiteres abgeleitetes Merkmal des 3Ax ist wahrscheinlich der S-förmig geschwungene Verlauf des proximalen Randes des 3Ax, wie er sehr ausgeprägt z.B. bei *Priacma serrata* und *Distocupes varians* zu beobachten ist (Abb.8, 12). Bei Vertretern der Adephaga und

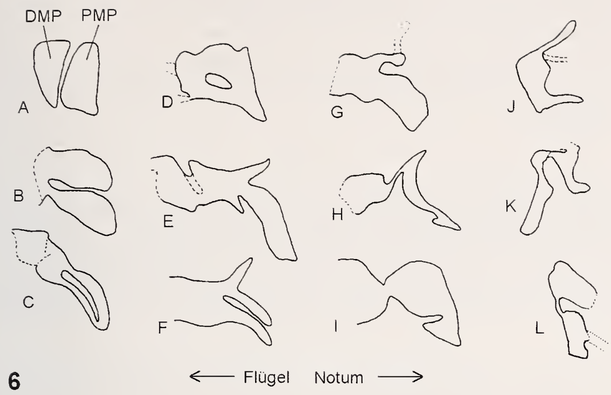


Abb.6: Verschiedene Ausbildungen der Medianplatten. **A**: Grundmuster der Neoptera. **B**: *Priacma serrata*. **C-I**: Coleoptera, **J,K**: Neuropterida, **L**: Strepsiptera.

der Polyphaga ist dieser Verlauf des Proximalrandes ebenfalls zu finden, wenn auch in etwas abgeschwächter Form (Abb.19, 24, 28, 39).

Autapomorph für die Coleoptera sind wahrscheinlich auch Gestalt und Lage der Medianplatten. Die DMP ist proximad verlängert und reicht fast bis an das 2Ax heran. Die PMP besitzt einen distalen Ausläufer, der mit der DMP verschmolzen ist. Diese Form der Medianplatten, wie sie bei *Priacma* verwirklicht ist, unterliegt in den Teilgruppen der Käfer starken Abwandlungen (Abb.6). Dabei kann einerseits der proximale Teil der DMP reduziert sein (Meloidae: Abb.57A), andererseits kann dieser Bereich auch eine Verlängerung erfahren, so daß er sich zwischen das 2Ax und die weitgehend reduzierte PMP schiebt (Silphidae: Abb.28).

Das Ba weist an seinem dorso-frontalen Rand einen flachen, nach dorsal gerichteten Fortsatz auf (Abb.12), der ebenfalls als abgeleitet für die Coleoptera angesehen werden kann.

Die Teilgruppen der Coleoptera

Archostemata

Das Flügelgelenk der Archostemata kommt dem der Stammart der Coleoptera wahrscheinlich sehr nahe. Als potentiell abgeleitetes Merkmal kann das im Gegensatz zum Grundmuster der Holometabola und wahrscheinlich auch der Coleoptera in seinem Kopfbereich stark erweiterte Ba angesehen werden. Im funktionellen Zusammenspiel mit dieser großen lateralen Erweiterung des Ba ist auch die von der Basis der Subcosta und der Humeralplatte gebildete Aufnahme für diese Struktur sehr weitlumig gestaltet (Abb.10).

Im Zusammenhang mit den Archostemata sollte erwähnt werden, daß den Strukturen der Flügelbasis keine Hinweise dafür zu entnehmen sind, daß *Micromalthus debilis* (Abb.17), wie z.B. von Kausnitzer (1975) angenommen, zu den Polyphaga zu stellen ist. Die Flügelbasis von *Micromalthus* weist keines der für einen Polyphagen zu erwartenden Merkmale auf. Insbesondere ist der PNP lang, und der Winkel α des 1Ax (Abb.3) beträgt ca. 57° (vergl. Polyphaga + Myxophaga). Ein weiterer Punkt, der gegen eine enge Verwandtschaft von *Micromalthus* mit den Polyphaga spricht, ist das Fehlen einer Kryptopleura im Prothorax, die eine Autapomorphie der Polyphaga darstellt. Bei *Micromalthus* fehlt zwar

die Notopleuralnaht, dies rührt aber von einer einfachen Verschmelzung der Pleuralsklerite her und ist nicht auf eine Kryptopleurie zurückzuführen (Lawrence & Newton 1982). Außerdem sind die potentiellen Autapomorphien der Archostemata im Flügelgelenk von *Micromalthus* erkennbar, und es existieren Gemeinsamkeiten im Bau des Aedeagus und in einigen Larvalmerkmalen (Lawrence & Newton 1982). Somit ist eine Zugehörigkeit zu den Archostemata sehr wahrscheinlich.

Adephaga

Ein relativ auffälliges, mit hoher Wahrscheinlichkeit abgeleitetes Merkmal der Adephaga ist der gut ausgebildete mittlere Gelenkfortsatz des Notum (MNP). Bei allen untersuchten Adephaga ist der MNP durch eine vor ihm liegende tiefe Einkerbung des Notumseitenrandes deutlich abgegrenzt. Der so gebildete Gelenkfortsatz ist sehr breit und oft zweispitzig (Abb.19, 22). Ein Band verbindet die weiter cranial gelegene Spitze mit dem Ende des 1Ax.

Wahrscheinlich ebenfalls abgeleitet ist der Zustand des Rastkopfes am Basalare. Dieser ist sehr lang (er erstreckt sich fast über die gesamte dorso-laterale Kante des Ba) und sehr flach ausgebildet (Abb.18B, 21A, 23). Im Grundmuster der Holometabola und der Coleoptera ist dieser Fortsatz etwas kürzer und deutlich höher gebaut (Abb.30B, 48, 75, 76B, 78, 80, 81). Mit der Form des Knopfes am Ba korrespondiert natürlich immer die Form der von Subcosta und Humeralplatte gebildeten Öffnung an der ventralen Flügelbasis.

Myxophaga

Aus der Gruppe der Myxophaga konnten zwei Arten als rasterelektronenmikroskopische Präparate untersucht werden (s. Ergebnisse) (Abb.25A, 25B). Beide Arten besitzen sehr ähnlich ausgebildete Flügelgelenke, die sich besonders durch ein langes, stabförmiges 3Ax auszeichnen. Aufgrund der gegenüber den anderen Teilgruppen der Coleoptera offensichtlich abgeleiteten Struktur und der Übereinstimmung bei beiden untersuchten Arten kann man mit einiger Vorsicht die Ausbildung des 3Ax als autapomorphes Merkmal der Myxophaga interpretieren.

Polyphaga

Ein wahrscheinlich abgeleitetes Merkmal der Polyphaga ist die Form des PNP: Im Gegensatz zu den Myxophaga wird der PNP der Polyphaga zum Apex hin schmaler (Abb.57A).

Das 3Ax der Polyphaga besitzt gegenüber dem 3Ax der Adephaga und Archostemata einen deutlich verlängerten caudalen Arm (Abb.57A). Dieses Merkmal kann ebenfalls als Autapomorphie gewertet werden und steht möglicherweise in funktionellem Zusammenhang mit der veränderten Form des PNP.

Außer potentiell autapomorpher Merkmale der vier wahrscheinlich monophyletischen Großgruppen der Coleoptera (Crowson 1960, 1967, 1975, Klausnitzer 1975, Lawrence & Newton 1982, 1995) lassen sich aus der Struktur der Flügelbasis auch Hinweise auf mögliche Schwestergruppenverhältnisse dieser vier Gruppen zueinander ableiten.

Myxophaga + Polyphaga

Diese beiden Taxa weisen zwei Gemeinsamkeiten auf, die auf ein mögliches Schwestergruppenverhältnis hindeuten. Bei allen untersuchten Arten der Myxophaga und der Polyphaga ist der hintere Gelenkfortsatz des Notum (PNP) sehr kurz (Abb.25A, 25B, 39, 47, 57A). Im Gegensatz dazu besitzen alle untersuchten Vertreter von Archostemata und Adephaga einen lang ausgezogenen PNP, wie er auch für das Grundmuster der Coleoptera an-

zunehmen ist (z.B. Abb.8, 11, 13, 19, 22). Aufgrund dieser Merkmalsverteilung ist anzunehmen, daß die Verkürzung des PNP eine Synapomorphie von Polyphaga und Myxophaga ist.

Eine weitere Gemeinsamkeit dieser beiden Taxa betrifft die Form des 1Ax und seine Lage zum Notum. Wie oben bereits erwähnt, ist das 1Ax beweglich mit dem Notum verbunden. Die Achse, um die sich das 1Ax bezogen auf das Notum drehen kann, läuft durch die Berührungspunkte von 1Ax, ANP und Notumseitenrand (= MNP). Diese Drehachse spannt mit dem disto-cranialen Rand des Körpers des 1Ax einen Winkel auf (Abb.3: α). Er ist bei allen untersuchten Adephaga, Archostemata und Neuropterida größer oder gleich 50°, und es ist anzunehmen, daß dies auch dem Zustand im Grundmuster der Holometabola und der Coleoptera entspricht. Im Gegensatz dazu konnte bei keiner der untersuchten Arten der Myxophaga und Polyphaga ein Winkel von mehr als 45° festgestellt werden (Tab.1). Daraus kann geschlossen werden, daß ein Winkel α von weniger als 45° ein synapomorphes Merkmal der Myxophaga und Polyphaga ist.

Bei beiden Merkmalen besteht die Möglichkeit der Konvergenz. Dabei ist aber zu bedenken, daß Veränderungen der Lagebeziehungen der Gelenkelemente, die durch Änderung der PNP-Länge und des Winkels α bewirkt werden, automatisch auch die Hebelverhältnisse im Gelenk beeinflussen. Somit bewirkt eine oberflächlich recht einfach wirkende Veränderung eine sehr komplexe Beeinflussung der Gelenkmechanik, was die mehrfach unabhängige Entstehung praktisch identischer Strukturen in diesem Bereich als recht unwahrscheinlich erscheinen läßt.

Adephaga + (Myxophaga + Polyphaga)

Das 1Ax und seine Beziehung zu benachbarten Elementen des Flügelgelenks liefert auch einige Hinweise auf ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Adephaga und dem potentiellen Monophylum Myxophaga + Polyphaga. Eine mögliche Synapomorphie dieser Taxa ist die Verlagerung des Fulcrum von der proximalen Spitze des 2Ax unter das 1Ax. Dabei ist davon auszugehen, daß das Fulcrum nach seiner Verlagerung unter dem Halsbereich des 1Ax liegt. Innerhalb der Polyphaga kommt es dann anscheinend mehrfach zu einer Verschiebung in Richtung 1Ax-Kopf. Die dem Grundmuster entsprechende Position des Fulcrum unter dem 2Ax findet sich bei den meisten Vertretern der Archostemata und der restlichen Holometabola mit Ausnahme der Neuropterida.

Wahrscheinlich in funktionellem Zusammenhang mit der Lage des Fulcrum besitzt das 2Ax der Adephaga und der Myxophaga + Polyphaga an seiner Ventralseite einen breiten, flachen Fortsatz, der seitlich unter den Körper des 1Ax ragt. Bei den Archostemata findet sich ein derartiger Fortsatz nicht, ebensowenig bei den Neuropterida. Dieser Fortsatz schränkt die Beweglichkeit des 2Ax gegenüber dem 1Ax stark ein. Diese Bewegungseinschränkung könnte mit der Verlagerung des Gelenks unter das 1Ax und den damit veränderten Hebelverhältnissen im Zusammenhang stehen. Ein Heranrücken des Gelenks an das Notum (= Verlagerung vom 2Ax zum 1Ax) bewirkt ein stärkeres Anheben des Flügels bei gleicher Verschiebung des Notum. Anders ausgedrückt: Der Flügel wird bei gleicher Kontraktionslänge der Muskeln stärker angehoben.

Archostemata + (Adephaga + (Myxophaga + Polyphaga))

Aus der obigen Bewertung der Merkmalsausprägungen im Flügelgelenk ergeben sich folgende Verwandschaftsverhältnisse der Teiltaxa der Coleoptera: Archostemata + (Adephaga + (Myxophaga + Polyphaga)). Dabei ist jedes Taxon durch potentiell autapomorphe Merk-

male begründbar. Die Interpretation dieser Merkmale als Autapomorphien beruht im Wesentlichen auf den Annahmen für die Ausprägung des Flügelgelenks im Grundmuster der Coleoptera, welches durch Vergleich der Merkmalszustände bei unterschiedlichen Vertretern der Holometabola und der hemimetabolen Neoptera rekonstruiert wurde.

Vergleich mit anderen Verwandtschaftsanalysen

Insgesamt korreliert diese Interpretation der Verwandtschaftsverhältnisse gut mit Hypothesen auf der Basis anderer Merkmalskomplexe (Crowson 1960, 1967, 1975, Klausnitzer 1975, Lawrence & Newton 1982). Problematisch ist aber jeweils die Position der Myxophaga. Insbesondere aufgrund des Vergleichs mit fossilen Coleoptera aus der Trias und dem Jura (Schizophoridae, Catiniidae), sowie aufgrund einiger Merkmale des Flügelgeäders kommen Ponomarenko (1969, 1971), Lawrence & Newton (1982) und Kukalová-Peck & Lawrence (1993) zu dem Schluß, daß die Myxophaga den Adephaga näherstehen als den Polyphaga. Träfe dies zu, müßten die hier dargestellten potentiellen Synapomorphien des Flügelgelenks sowie der Tibiotarsus der Larven bei Myxophaga und Polyphaga konvergent entstanden sein (Klausnitzer 1975).

Die von Kukalová-Peck & Lawrence (1993: 214) angeführten synapomorphen Merkmale von Adephaga und Myxophaga sind ebenfalls problematisch. So wird das Fehlen der Querader r3 als Synapomorphie angegeben. In Abb.13 und 14 desselben Artikels ist aber im Flügel von *Macrogyrus* sp. (Adephaga: Gyrinidae) eine Ader r3 eingezeichnet und als solche beschriftet. Desweiteren kann eine proximade Verschiebung der Querader r4, wie sie als gemeinsames abgeleitetes Merkmal von Myxophaga und Archostemata postuliert wird, in den gegebenen Zeichnungen (Abb.13 bis 29) mit Bezug auf das Flügelstigma nicht festgestellt werden. Vielmehr liegt bei Adephaga, Myxophaga und Polyphaga eine proximade Verlagerung der gesamten Aderung bzw. eine Verlängerung des distalen aderarmen Membranbereichs vor. Dies ist aber eher als Synapomorphie dieser drei Taxa zu werten und nicht geeignet, ein Schwestergruppenverhältnis von Myxophaga und Adephaga zu begründen.

Für die von denselben Autoren als weitere Synapomorphie von Myxophaga und Adephaga angeführte unverzweigte AP_{3+4} ist die Wahrscheinlichkeit der Konvergenz sehr groß. Dies ist anzunehmen, da bei den kleinen Flügeln der Myxophaga der gesamte Analbereich stark reduziert ist (Kukalová-Peck & Lawrence 1993: Abb.23-29) und auch bei vielen Polyphagen die AP_{3+4} unverzweigt ist (Kukalová-Peck & Lawrence 1993: Abb.36-53, 56-59, 61-68).

Kukalová-Peck & Lawrence (1993) nehmen außerdem ein Schwestergruppenverhältnis von Myxophaga + Adephaga und Archostemata an. Dieses wird unter anderem damit begründet, daß das 1Ax dieser drei Taxa einen langen caudalen Fortsatz trägt. Wie meine Untersuchung zeigt, existiert ein solcher Fortsatz auch bei den Polyphaga (z.B. Abb.44A, 39, 41A, 45) und bei vielen weiteren Holometabola (siehe Grundmuster der Holometabola). Er ist auch für die Stammart der Coleoptera anzunehmen. Damit ist er bei den Myxophaga, Adephaga und Archostemata eine Symplesiomorphie und nicht geeignet, ein Schwestergruppenverhältnis von Myxophaga + Adephaga und Archostemata zu begründen.

Ebenfalls plesiomorph ist wahrscheinlich das Merkmal Nummer (2) (Numerierung entsprechend Kukalová-Peck & Lawrence 1993: 213): Die Existenz einer Gelenkstelle in der medial bar (= MP_{1+2} nach der Nomenklatur von Kukalová-Peck & Lawrence (1993) entspricht dem Cu der Nomenklatur von Forbes (1922, 1926) und Ponomarenko (1972)). Ein entsprechender nicht oder nur leicht sklerotisierter Bereich findet sich an gleicher Stelle

auch bei einigen Polyphaga (Kukalová-Peck & Lawrence 1993: Abb.54-56) und war daher wahrscheinlich schon bei der Stammart der Coleoptera vorhanden.

Ähnlich sind die Verhältnisse bei Merkmal Nr. (5): Existenz und V-Form des BAA (= anterior anal basivenale). Nach Kukalová-Peck (1983, 1991) ist ein BAA für das Grundmuster des Pterygotenflügels anzunehmen. Außerdem ist es in vielen Taxa der hemimetabolen Neoptera nachweisbar (Kukalová-Peck 1983), so daß es auch zum Grundmuster der Neoptera gehört. Wenn es eine Synapomorphie von Myxophaga + Adephaga und Archostemata wäre, müßte es spätestens in der Stammart der Coleoptera fehlen, um dann in der gemeinsamen Stammart dieser drei Taxa wieder neu zu entstehen. Da aber auch bei Vertretern der Polyphaga eine nach Kukalová-Peck & Lawrence (1993) als BAA zu interpretierende Struktur vorhanden ist (Kukalová-Peck & Lawrence 1993: Abb.80, 81, mit BA beschriftet), ist die Wahrscheinlichkeit, daß auch die Stammart der Coleoptera ein BAA besaß, relativ groß. Somit ist die Existenz des BAA für Adephaga, Myxophaga und Archostemata eine Plesiomorphie.

Computeranalyse

Um soweit wie möglich auszuschließen, daß wahrscheinlichere, weil in der Merkmalsentwicklung sparsamere, Hypothesen über Verwandtschaftsverhältnisse übersehen wurden, wurden die Merkmale des Flügelgelenks einer Computeranalyse unterzogen. Die Gelenkstrukturen wurden zu diesem Zweck in 47 Merkmale kodiert.

Die Merkmale und ihre Zustände

1) ANP: Form
0: Der flache Bereich des ANP ist etwa so lang wie breit (Abb.8, 73, 79).
1: ... ist deutlich breiter als lang (Abb.76A, 77).
2: ... ist deutlich länger als breit (Abb.57A, 55A).
3: Es ist kein gegenüber dem Notum deutlich abgeflachter Bereich vorhanden (Abb.69A).
4: Der ANP ist als caudad gerichteter Haken im Notumrand ausgebildet.

2) ANP: Abstand des Kontaktes mit dem 1Ax, gemessen vom Vorderrand des 1Ax, bezogen auf die Länge des 1Ax
0: Der Quotient aus der Strecke vom Vorderrand des 1Ax zum Kontaktpunkt mit dem ANP und der Länge des 1Ax ist kleiner als 0,07 (Abb.79).
1: Der Quotient liegt zwischen 0,07 und 0,114 (Abb.47).
2: ... zwischen 0,114 und 0,164 (Abb.57A).
3: ... zwischen 0,164 und 0,25 (Abb.66A).
4: ... ist größer als 0,25 (Abb.34).

3) Mittlerer Gelenkfortsatz (MNP)
0: Der MNP ist ein kurzer, schmaler Haken, die Spitze weist craniad (Abb.8).
1: ... ist kurz und breit. Sein Ende ist zweispitzig oder eingekerbt (Abb.18A, 19).
2: ... ist kurz und dornförmig (Abb.32A, 33A).
3: ... ist durch eine deutlich spitze Einkerbung des Notum markiert (Abb.57A).
4: ... ist durch eine deutlich gerundete Einbuchtung des Notum gekennzeichnet (Abb.56A).
5: ... ist als caudad gerichteter Haken ausgebildet, der durch eine nach cranial gerichtete Einbuchtung des Notumrandes entsteht (Abb.55A).
6: ... ist in Form einer langen, flachen Einbuchtung des Notumrandes ausgebildet (Abb.53A).
7: ... ist nicht als eigenständige Struktur erkennbar (Abb.73).

4) Hinterer Gelenkfortsatz (PNP)
0: Der PNP ist ein langer, schlanker Fortsatz.
1: ... ist lang und apikal deutlich verbreitert (Abb.18A, 19).
2: ... ist kurz hakenförmig. Das breite Ende ist craniad gerichtet (Abb.39).

3: ... ist kurz hakenförmig und wird apikal deutlich schmaler (Abb.57A).
4: ... ist als relativ langes, stabförmiges 4Ax vom Notum getrennt (Abb.69A).
5: Das 4Ax ist kurz dreieckig (Abb.79).
6: Das 4Ax ist kurz und kompakt, annähernd viereckig (Abb.77).
7: Der PNP ist bis auf eine Vorwölbung des Notumrandes reduziert (Abb.49).
8: Der PNP fehlt (Abb.84).

5) PNP: Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) (Abb.3)
0: Der Winkel β liegt zwischen 30° und 40° (Abb.8).
1: ... β liegt zwischen 25° und 30° (Abb.19).
2: ... β liegt zwischen 13° und 25° (Abb.57A).
3: ... β liegt zwischen 6° und 13° (Abb.47).
4: ... β ist kleiner als 6° (Abb.54A).
5: Der PNP fehlt.

6) Praealarbrücke (Prab)
0: Die Praealarbrücke ist vollständig, sie erreicht das Episternum.
1: Die Praealarbrücke ist stark verkürzt und hat keinen Kontakt zum Episternum.

7) Postalarbrücke (Poab)
0: Die Postalarbrücke ist eine einfache, laterale Verlängerung des Postnotum, die das Epimeron erreicht (Abb.57A).
1: ... besitzt unterhalb des PNP einen kurzen, cranialen Fortsatz (Abb.38B).
2: ... besitzt einen langen cranialen Fortsatz, der den PNP bzw. das Sb erreicht (Abb.36).

8) 1Ax: Kopfform
0: Der Kopf des 1Ax ist schmal, nicht deutlich vom Hals abgesetzt und vorne gerundet (Abb.73).
1: ... ist deutlich verbreitert und vorne abgerundet (Abb.18A).
2: ... ist breit und vorne abgestutzt (Abb.8).
3: ... ist breit und sein Vorderrand trägt in der distalen Hälfte eine knopfartige Abschnürung (Abb.47).
4: ... ist breit und hat einen distalen Fortsatz (Abb.34).
5: ... ist hammerartig abgeknickt, so daß die Vorderkante nach außen gedreht ist (Abb.39).

9) 1Ax: Kopfvorderrand (ordered)
0: Der Kopfvorderrand ist flach oder schmal nach ventral umgebogen
1: ... besitzt einen deutlichen, nahezu senkrecht nach unten weisenden Fortsatz (Abb.71).
2: Der Fortsatz ist schräg nach ventro-distal gerichtet (Abb.31B).

10) 1Ax: Halsbreite
0: Der Hals ist sehr schmal, mit einem annähernd gerade verlaufenden Distalrand (Abb.73).
1: ..., sein distaler Rand ist relativ breit konkav (Abb.34, 37A).
2: ..., der distale Rand ist tief konkav bis spitz eingekerbt (Abb.11).
3: Der Hals ist etwa so breit wie der Kopf (Abb.53A).
4: Der Hals ist schlank und kräftig geschwungen (Abb.76A).
5: ... sehr schlank, mit einem deutlichen Fortsatz am Distalrand (Abb.69A).
6: ... schmal und abrupt rechtwinklig vom Kopf abgesetzt (Abb.84).
7: ... extrem kurz oder fehlt ganz (Abb.77).

11) 1Ax: disto-ventraler Halsrand
0: Der distale Rand des 1Ax-Halses ist ventral nicht nach innen umgeschlagen.
1: ... ist maximal bis zur Mitte des Halses untergeschlagen (Abb.30B)
2: ... ist über die Mitte des Halses hinaus untergeschlagen (Abb.37B)

12) 1Ax: proximale Ecke des Körpers
0: Die proximo-caudale Ecke des 1Ax-Körpers ist deutlich länger als die disto-caudale Ecke; sie endet am MNP (Abb.8, 63A).
1: ...; sie endet in der Bucht zwischen Notum und PNP (Abb.39).
2: Die proximo-caudale Ecke ist so lang wie die disto-caudale Ecke (Abb.34).
3: ... ist kürzer als die disto-caudale Ecke (Abb.77).

13) 1Ax: distale Ecke des Körpers
0: Die hintere distale Ecke des 1Ax-Körpers ist nach caudal umgebogen (Abb.45).

1: ... zeigt gerade nach distal (Abb.73).
2: ... ist schräg nach hinten gerichtet (Abb.77).

14) 1Ax: caudaler Körperrand
0: Der Caudalrand des 1Ax-Körpers ist schief konkav (Abb.18A).
1: ... ist gerade konkav (Abb.34).
2: ... ist einfach gerade (Abb.77).
3: ... ist konvex.
4: ... ist stark geschwungen (Abb.77).
5: ... ist sehr tief konkav (Abb.84).

15) 1Ax: Winkel α (Abb.3)
0: Der Winkel α ist größer als 50° (Abb.8).
1: ... α liegt zwischen 25° und 50° (Abb.57A).
2: ... α ist kleiner als 25° (Abb.47).

16) 1Ax: Gesamtlänge des 1Ax in Bezug auf die Länge des Notum
0: Der Quotient aus der Notumlänge und der Länge des 1Ax ist größer als 3,8 (Abb.69A).
1: Der Quotient liegt zwischen 3 und 3,8 (Abb.47).
2: ... zwischen 2 und 3 (Abb.34).
3: ... zwischen 1,3 und 2 (Abb.39).

17) BR: Form
0: Das Basiradiale ist relativ breit und nicht mit dem 2Ax verschmolzen.
1: ... ist sehr breit und mit dem 2Ax verschmolzen (Abb.77).
2: ... ist mittelmäßig breit und mit dem 2Ax verschmolzen (Abb.8, 47).
3: ... ist bis auf einen Stumpf am 2Ax reduziert (Abb.37A).
4: ... ist schmal und mit dem 2Ax verschmolzen (Abb.18A).
5: ... fehlt (Abb.60A).

18) BR: Ursprung
0: Das Basiradiale ist nicht mit dem 2Ax verschmolzen.
1: Das BR inseriert mit schmalem Ansatz in der Mitte der cranialen Kante des 2Ax (Abb.47).
2: ... mit breitem Ansatz in der Mitte der cranialen Kante des 2Ax (Abb.77).
3: ... an der distalen Kante des 2Ax (Abb.69A).
4: ... an der proximalen Spitze des 2Ax (Abb.57A).
5: ... fehlt (Abb.60A).

19) BSc: Kontakt zum 1Ax
0: Die Basis der Subcosta liegt frontal vor dem Kopf des 1Ax (Abb.19).
1: Die BSc faßt mit einem Fortsatz auf den Kopf des 1Ax (Abb.79).

20) BSc: Anzahl der Kontaktpunkte zum 1Ax
0: BSc und der Kopf des 1Ax berühren sich mit einem mehr oder weniger breiten Kontaktpunkt (Abb.47).
1: BSc und der Kopf des 1Ax berühren sich an mindestens zwei getrennten Punkten (Abb.19).

21) BSc: Aussparung an der Ventralseite für den Ba-Knopf
0: Die ventralen Basen von Sc und C (Humerus) sind einfach ausgebildet.
1: Der Humerus und die BSc bilden eine Aufnahme für den Rastknopf des Ba (Abb.80).
2: Die Aufnahme für den Ba-Rastknopf wird nur von der BSc gebildet (Abb.70).

22) 2Ax: Form von dorsal
0: Das 2Ax ist dreieckig geformt. Eine Ecke ist dem 1Ax zugekehrt, die disto-craniale Ecke liegt weiter vorne als der Berührungspunkt der proximalen Ecke mit dem 1Ax (Abb.8).
1: Das 2Ax ist annähernd halbkreisförmig, mit lang ausgezogenem caudalem Fortsatz (Abb.19).
2: Nur die proximalen Randbereiche des 2Ax sind sklerotisiert. Daraus ergibt sich eine V-förmige Gestalt, deren Spitze dem 1Ax zugewandt ist (Abb.39).
3: Das 2Ax ist grob rundlich geformt (Abb.69A, 73).
4: Das 2Ax ist dreieckig. Die disto-craniale Ecke reicht nicht über den Berührungspunkt der proximalen Ecke und des 1Ax hinaus nach vorne (Abb.34).
5: Das 2Ax ist kompakt dreieckig mit breiter Ansatzstelle des BR (Abb.77).
6: Das 2Ax ist sehr langgestreckt und stabförmig (Abb.84).

23) 2Ax: Fortsatz unter dem Körper des 1Ax (ordered)
0: Das 2Ax besitzt keinen lateralen Fortsatz, der unter den Körper des 1Ax ragt.
1: Der laterale Fortsatz des 2Ax reicht maximal bis zur Mitte unter den 1Ax-Körper (Abb.30B).
2: ... ragt bis jenseits der Mitte unter den Körper des 1Ax (Abb.56B).

24) 2Ax: caudaler Fortsatz
0: Der caudale Fortsatz des 2Ax ist relativ kurz. Er reicht nicht bis hinter das 1Ax.
1: ... ist so lang, daß er bis hinter das 1Ax reicht (Abb.15).
2: ... ist stark verlängert. Er überbrückt ca. ein Drittel der Distanz zum Sb.

25) 2Ax: proximale Ecke
0: Die proximale Ecke des 2Ax ist einfach gerundet (Abb.39).
1: ... ist in Richtung des 1Ax ausgezogen (Abb.60A).
2: ... ist sehr breit gerundet (Abb.19).

26) 3Ax: Länge des caudalen Arms
0: Der caudale Arm des 3Ax ist von mittlerer Länge (Abb.45).
1: ... ist deutlich verlängert (Abb.47).
2: ... ist verkürzt (Abb.39).
3: ... fehlt (Abb.73).

27) 3Ax: Form des proximalen Randes des Caudalarms
0: Der proximale Rand des Caudalarms verläuft nahezu gerade (Abb.28).
1: ... S-förmig geschwungen (Abb.8).
2: ... einfach geschwungen (Abb.39).
3: Der Caudalarm fehlt (Abb.73).

28) 3Ax: Kontakt zwischen dem caudalen Arm und dem PNP
0: Der Caudalarm und der PNP stehen fast nur über die Spitzen in Kontakt (Abb.37A).
1: ... berühren sich über eine längere Strecke (Abb.45).
2: Der Caudalarm fehlt (Abb.73).

29) 3Ax: Form des distalen Arms
0: Der distale Arm des 3Ax ist relativ schmal und am Ende abgerundet (Abb.34).
1: ... ist schmal und am Ende zugespitzt (Abb.8).
2: ... ist deutlich verbreitert (Abb.45).
3: ... ist als langer, gerader Stab ausgebildet (Abb.25A).
4: ... ist am Ende deutlich gegabelt (Abb.19).
5: ... ist kurz abgestutzt (Abb.84).
6: ... fehlt (Abb.73).

30) 3Ax: Ausrichtung des distalen Arms
0: Der distale Arm des 3Ax ist mehr oder weniger direkt nach distal gerichtet (Abb.45).
1: ... weist deutlich nach schräg-vorne (Abb.32A).
2: ... weist fast direkt nach cranial (Abb.33A).
3: ... ist rückläufig orientiert (Abb.84).
4: ... fehlt (Abb.73).

31) 3Ax: Gesamtsklerotisierung
0: Das 3Ax besteht aus einem Element (Abb.8).
1: Das 3Ax ist in mehrere Elemente aufgelöst (Abb.79).

32) AMD
0: Eine AMD ist nicht vorhanden (Abb.79).
1: Die AMD ist rundlich geformt (Abb.45).
2: ... ist lang dreieckig (Abb.34).
3: ... kurz dreieckig (Abb.47).
4: ... schräg queroval (Abb.57A).
5: ... länglich oval oder leicht eckig (Abb.50A).

33) AMD: Abstand zum 3Ax
0: Eine AMD fehlt (Abb.79).

1: Die AMD liegt etwa auf halber Strecke zwischen dem 3Ax und dem Notum bzw. dem 1Ax (Abb.8).
2: Die AMD liegt sehr dicht beim 3Ax (Abb.47).

34) Medianplatten
Die Formvarianten der Medianplatten sind in den Schemata der Abbildung 6 dargestellt.
0: siehe Abb.6A
1: siehe Abb.6B
2: siehe Abb.6C
3: siehe Abb.6D
4: siehe Abb.6E
5: siehe Abb.6F
6: siehe Abb.6G
7: siehe Abb.6H
8: siehe Abb.6I
9: siehe Abb.6J
A: siehe Abb.6K
B: siehe Abb.6L

35) Tegula
0: Eine Tegula ist vorhanden.
1: Die Tegula fehlt.

36) Ba: Gesamtform
0: Kopf und Stiel des Basalare sind nicht deutlich verschieden (Abb.83).
1: Es ist ein gegenüber dem Stiel deutlich erweiterter Kopf vorhanden (Abb.9).
2: Das Ba ist als Skleritspange ausgebildet (Abb.71).

37) Ba: Lage des frontalen Fortsatzes
0: Das Basalare trägt keinen frontalen Fortsatz
1: Der frontale Fortsatz des Ba ist nahezu senkrecht nach dorsal gerichtet (Abb.9).
2: ... ist schräg nach dorso-cranial gerichtet (Abb.33B).
3: ... zeigt fast waagerecht nach vorn (Abb.36).

38) Ba: Länge des frontalen Fortsatzes
0: Das Ba trägt keinen frontalen Fortsatz.
1: Der Frontalfortsatz ist kurz (Abb.59B).
2: ... lang (Abb.33B).
3: ... von mittlerer Länge (Abb.31B).

39) Ba: Lage des Rastknopfes am Ba-Kopf
0: Das Ba besitzt keinen Rastknopf (Abb.83).
1: Der Rastknopf des Ba liegt im hinteren Bereich des dorsalen Randes (Abb.75).
2: ... im mittleren Bereich des Dorsalrandes (Abb.40).
3: ... vorne am Dorsalrand (Abb.48).
4: ... nimmt fast die gesamte Länge des Ba-Kopfes ein (Abb.9).

40) Ba: Form des Rastknopfes
0: Das Ba besitzt keinen Rastknopf (Abb.83).
1: Der Rastknopf ist als einfache, mittelgroße Beule ausgebildet (Abb.48)
2: ... ist sehr klein (Abb.71).
3: ... ist lang und flach (Abb.20).
4: ... ist groß aufgebläht (Abb.14).
5: ... ist als relativ große, schräg disto-ventrad gerichtete Zunge ausgebildet (Abb.40).
6: ... ist ähnlich geformt wie bei 5, aber schräg nach vorne-unten gerichtet (Abb.60B).

41) Fulcrum: Position
0: Das Fulcrum liegt unter dem 2Ax.
1: ... liegt zum Teil unter dem 1Ax, zum Teil unter dem 2Ax.
2: ... liegt unter dem 1Ax (Abb.48).

42) Fulcrum: Länge
0: Der Quotient aus der Länge des 1Ax und der Länge des Fulcrum ist größer als 9 (Abb.19, 21A).

1: Der Quotient liegt zwischen 5,3 und 9 (Abb.32A, 32B).
2: ... zwischen 3,5 und 5,3 (Abb.45, 46).
3: ... ist kleiner als 3,5 (Abb.47, 48).

43) Fulcrum: Breite
0: Das Fulcrum ist deutlich verbreitert.
1: Das Fulcrum ist sehr schmal (Abb.45, 46).

44) Fulcrum: Form, von dorsal gesehen
0: Das Fulcrum ist etwa so breit wie lang (Abb.55A).
1: ... ist deutlich länger als breit (Abb.61A).

45) PWP
0: Der PWP ist leicht nach vorne geneigt und verläuft annähernd gerade (Abb.46).
1: ... ist unterhalb des Fulcrum deutlich geknickt (Abb.56B).
2: Der Hinterrand des PWP ist unterhalb des Fulcrum deutlich ausgelappt (Abb.33B).

46) Sb: Größe
0: Das Subalare besitzt ein Sechstel bis ein Drittel der Notumlänge (Abb.46).
1: ... ein Drittel der Notumlänge oder mehr (Abb.75).
2: ... weniger als ein Sechstel der Notumlänge (Abb.57B).
3: Es ist kein Subalare vorhanden.

47) Sb: Form
0: Das Subalare ist länger als hoch (Abb.75).
1: ... etwa so lang wie hoch (Abb.35).
2: ... höher als lang (Abb.56B).
3: Das Sb fehlt.

Die Analyse der Matrix (Tab.2) erfolgte mit dem Programm PAUP 3.1 (Swofford 1993). Die Merkmale Nr.9 und 23 wurden als "ordered", alle anderen als "unordered" kodiert. Die Merkmale Nr. 6, 21 und 43 bilden nur Autapomorphien terminaler Taxa ab. Da sie somit keine Informationen über die Verwandtschaftsverhältnisse liefern, wurden sie für die endgültige Berechnung ausgeschlossen, um die Baumlänge nicht künstlich zu vergrößern und die Rechenzeit möglichst gering zu halten. Die Analyse wurde als heuristische Suche mit dem Verfahren TBR (tree bisection-reconnection) durchgeführt, wobei die Ausgangsbäume durch schrittweise Addition des jeweils nächst benachbarten Taxon ermittelt wurden.

Als Außengruppe wurden die Plecoptera vorgegeben. Die Merkmale für diese Gruppe wurden aus eigenen Beobachtungen an nicht näher bestimmten Individuen einer Art der Perlodidae und aus den Arbeiten von Onesto (1965) und Brodskiy (1979a, 1979b) gewonnen. Die Merkmale der Mecoptera stammen aus eigenen Beobachtungen an Individuen von *Panorpa communis* und *Panorpa germanica* sowie aus den Arbeiten von Mickoleit (1967, 1968, 1971). Die Daten für die Strepsiptera wurden aus der Revision von Kinzelbach (1971) und eigenen Beobachtungen an Individuen von *Elenchus* sp. gewonnen. Ergebnis der Suche waren 130 Bäume mit je 395 Schritten Länge und einem consistency index von 0,527. Aus diesen Bäumen wurde ein strict consensus tree berechnet, der in Abb.7 wiedergegeben ist (zur Angabe von Merkmalen in strict consensus trees siehe Nixon & Carpenter 1996). Berechnungen mit anderen Methoden (SPR = subtree pruning-regrafting, NNI = nearest neighbor interchange) und variierenden Startparametern ergaben weder kürzere noch weitere gleich kurze Bäume.

Für die Entwicklung der Merkmale bietet das benutzte Programm zwei Optimierungsvarianten: eine beschleunigte (ACCTRAN) und eine verzögerte (DELTRAN) Merkmalstransformation. Je nach Optimierungsmethode kann sich die Anzahl der Autapomorphien, die für einen Knoten ermittelt werden, ändern. Daraus resultieren die zum Teil nicht

eindeutigen Angaben für die Anzahl der Autapomorphien der einzelnen Taxa in der folgenden Analyse.

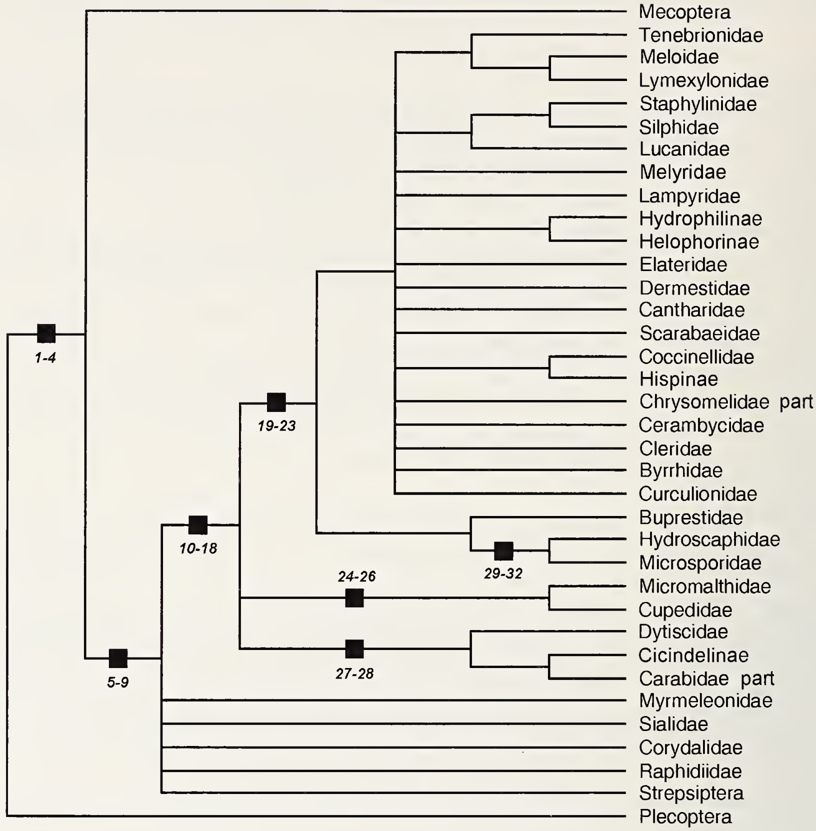
Coleoptera

Die obigen Annahmen zu den Verwandtschaftsverhältnissen der Teilgruppen der Coleoptera werden von der Computeranalyse weitgehend bestätigt. Danach besitzen die Coleoptera zwölf bzw. 13 Autapomorphien im Bereich der Flügelbasis:

- Der PNP ist lang und apikal verbreitert (Merkmal Nr. 4:1).
- Der Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) des PNP (Abb.3) liegt zwischen 30° und 40°. Dies besagt, daß der PNP gegenüber dem Grundmuster der Holometabola (β zwischen 6° und 13°) stark verlängert ist (Merkmal Nr. 5:0).
- Der Vorderrand des 1Ax-Kopfes ist umgeschlagen und zu einem nahezu senkrecht nach unten gerichteten Fortsatz verlängert (Merkmal Nr. 9:1).
- Das Verhältnis zwischen Notumlänge und Länge des 1Ax beträgt zwischen 1,3 und 2. Dies besagt, daß in Bezug auf das Grundmuster der Holometabola das 1Ax im Verhältnis zum Notum an Größe zugenommen hat (Merkmal Nr. 16:3).
- Das Basiradiale ist vollständig sklerotisiert, schmal, und inseriert an der proximalen Ecke des 2Ax (Merkmal Nr. 17:4).
- Der caudale Fortsatz des 2Ax ist verlängert. Diese Tatsache an sich ist wahrscheinlich eine Synapomorphie der Coleoptera und Neuropterida (s. u.). Für die Coleoptera besteht zum einen die Möglichkeit, daß sie den Zustand dieses Merkmals aus der gemeinsamen Stammart übernommen haben und bei den Neuropterida eine weitere Verlängerung des Fortsatzes erfolgte. Das heißt, der Merkmalszustand bei den Coleoptera wäre plesiomorph. Zum anderen besteht die Möglichkeit, daß bei der gemeinsamen Stammart ein caudaler Fortsatz des 2Ax in der Ausprägung der Neuropterida vorlag. Dieser wäre dann bei den Coleoptera als Autapomorphie wieder verkürzt worden (Merkmal Nr: 24:1/2).
- Der proximale Rand des Caudalarms des 3Ax ist S-förmig geschwungen (Merkmal Nr. 27:1).
- In der Membran zwischen 3Ax und Notum bzw. 1Ax liegt eine Skleritplatte (AMD), an der die Muskeln des 3Ax inserieren (Merkmal Nr. 32:1).
- Die Tegula fehlt (Merkmal Nr. 35:1).
- Das Basalare ist in einen schmalen Stiel und einen deutlich erweiterten Kopf untergliedert (Merkmal Nr. 36:1).
- Das Basalare trägt einen frontalen Fortsatz, der mehr oder weniger senkrecht nach dorsal gerichtet und relativ lang ist (Merkmale Nr. 37:1 und 38:2).
- Der Rastknopf des Basalare nimmt fast die gesamte Länge des Ba-Kopfes ein (Merkmal Nr. 39:4).

Die Archostemata sind aufgrund von drei Autapomorphien als Monophylum ausgewiesen:

- Der Quotient aus der Länge des 1Ax und dem Abstand des Kontaktpunktes von ANP und 1Ax zum Vorderrand des 1Ax liegt zwischen 4 und 6,1. Dies besagt, daß der ANP relativ weit hinten auf das 1Ax trifft. Ursprünglich liegt dieser Kontaktpunkt knapp hinter dem Vorderrand des 1Ax (Merkmal Nr. 2:3).
- Die distale Ecke des 1Ax-Körpers ist gerade nach distal gerichtet und nicht, wie im Grundmuster der Coleoptera und der Holometabola, caudad umgebogen (Merkmal Nr.13:1).
- Der Rastknopf des Basalare ist stark aufgetrieben und nimmt den gesamten Kopf des Ba ein (Merkmal Nr.40:4).



7

Abb.7: Strict consensus tree von 130 gleich langen Bäumen aus der Analyse mit PAUP 3.1. Im Folgenden ist jeweils die Merkmalsnummer und die Nummer der autapomorphen Ausprägung angegeben (siehe Liste der Merkmale). Die in Klammern gesetzten Merkmale treten je nach Optimierungsmethode der Merkmalstransformation (ACCTRAN oder DELTRAN) an unterschiedlicher Stelle als Autapomorphie auf. **1-4**: Holometabola, 6:1, 21:1, 39:1, 40:1. **5-9**: Neuropterida + Coleoptera, 8:2, 16:1, (24:1/2), 41:1, 46:1. **10-18**: Coleoptera, 4:1, 5:0, 9:1, 16:3, 17:4, (24:1/2), 27:1, 32:1, 35:1, 36:1, 37:1, 38:2, 39:4. **19-23**: Myxophaga + Polyphaga, 2:2, (4:2), 5:2, 15:1, 27:2. **24-26**: Archostemata, 2:3, 13:1, 40:4. **27-28**: Adephaga, 3:1, 40:3. **29-32**: Myxophaga, (4:2), 12:1, 26:3, 29:3. Zu Strepsiptera siehe Diskussion.

Der strict consensus tree (Abb.7) enthält eine Trichotomie für die Taxa Archostemata, Adephaga und Polyphaga + Myxophaga. In 100 der 130 Bäume (77%) wird aber ein Taxon aus Adephaga + Myxophaga + Polyphaga als Schwestergruppe der Archostemata durch vier abgeleitete Merkmale unterstützt:

- Der Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) des PNP (Abb.3) liegt zwischen 25° und 30°. Dies besagt, daß der PNP gegenüber dem Grundmuster der Coleoptera (β zwischen 30° und 40°) leicht verkürzt ist (Merkmal Nr. 5:1).- Das 2Ax besitzt an seiner Ventralseite einen lateralen Fortsatz, der unter den Körper des 1Ax ragt (Merkmal Nr. 23:1).

- Die AMD liegt dicht neben dem 3Ax (Merkmal Nr. 33:2).
- Das Fulcrum liegt unter dem 1Ax (Merkmal Nr. 41:2).

Die Adephaga besitzen zwei Autapomorphien:
- Der MNP ist kurz, breit und zweispitzig (Merkmal Nr. 3:1).
- Der Rastknopf des Basalare ist flach und erstreckt sich über die gesamte Länge des Ba-Kopfes (Merkmal Nr. 40:3).

Das Taxon aus Myxophaga + Polyphaga ist durch vier bzw. fünf abgeleitete Merkmale ausgezeichnet:
- Der Quotient aus der Länge des 1Ax und dem Abstand des Kontaktpunktes von ANP und 1Ax zum Vorderrand des 1Ax liegt zwischen 6,1 und 8,8. Dies besagt, daß der Kontaktpunkt zwischen dem ANP und dem 1Ax gegnüber den Archostemata leicht nach vorne verlagert wurde (Merkmal Nr. 2:2).
- Der PNP ist bei beiden Taxa kurz. Es besteht einerseits die Möglichkeit einer konvergenten Verkürzung, was recht wahrscheinlich ist, da für die außerordentlich kleinen Myxophaga eine derartige Reduktion aufgrund der Größe nicht ungewöhnlich wäre. Andererseits kann es sich um eine Synapomorphie beider Taxa handeln. Dann wäre für die Polyphaga (s.u.) nur das schmale Ende des PNP als Autapomorphie zu werten und nicht die Verkürzung an sich. Die Stellung der Buprestidae als Schwestergruppe der Myxophaga im consensus tree beruht ausschließlich auf der Form des PNP und dessen Verbindung zum 1Ax. Bei dieser Merkmalsausprägung handelt es sich aber mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit um eine konvergente Entwicklung bei Myxophaga einerseits und Buprestidae andererseits (Merkmal Nr. 4:2).
- Der Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) des PNP (Abb.3) liegt zwischen 13° und 25° (Merkmal Nr. 5:2).
- Der Winkel α zwischen der disto-cranialen Kante des 1Ax-Körpers und der Gelenkachse von 1Ax und Notum ist kleiner als 50° (Merkmal Nr. 15:1).
- Der proximale Rand des Caudalarms des 3Ax verläuft leicht geschwungen (Merkmal Nr. 27:2).

Die Myxophaga haben drei bzw. vier autapomorphe Merkmale:
- Der PNP ist kurz und apikal nicht verschmälert. Dies kann sowohl eine Autapomorphie der Myxophaga sein, als auch eine Synapomorphie von Polyphaga und Myxophaga (s.o.). Bei den Buprestidae tritt dieses Merkmal sehr wahrscheinlich konvergent auf (Merkmal Nr. 4:2).
- Die proximale Ecke des 1Ax reicht bis in die Bucht zwischen PNP und Notum. Auch in diesem Merkmal liegt wahrscheinlich eine Konvergenz zu den Buprestidae vor (Merkmal Nr. 12:1).
- Der caudale Arm des 3Ax fehlt (Merkmal Nr. 26:3).
- Der distale Arm des 3Ax ist als langer, gerader Stab ausgebildet (Merkmal Nr. 29:3).

Die Polyphaga besitzen sieben abgeleitete Merkmale:
- Der PNP ist kurz und schmal. Unabhängig davon, ob die Verkürzung des PNP eine Synapomorphie von Myxophaga und Polyphaga ist, kann das schmale Ende des PNP als Autapomorphie der Polyphaga gewertet werden (Merkmal Nr. 4:3).
- Der Winkel β zwischen den Achsen (a) und (b) des PNP (Abb.3) liegt zwischen 6° und 13° (Merkmal Nr. 5:3).

- Der Kopf des 1Ax besitzt an seinem Vorderrand einen mehr oder weniger waagerecht distad weisenden Fortsatz (Merkmal Nr. 8:4).
- Der caudale Arm des dritten Axillare ist deutlich verlängert (Merkmal Nr. 26:1).
- Der Kontakt zwischen PNP und 3Ax wird über eine längere Strecke hergestellt (Merkmal Nr. 28:1).
- Der Rastknopf des Ba sitzt als relativ große, schräg nach unten gerichtete Struktur vorne am Kopf des Ba (Merkmale 39:3 und 40:6).

Für die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Taxa der Polyphaga ergibt sich aufgrund der hier verfügbaren Merkmale keine eindeutige Rekonstruktion. Die im strict consensus tree beibehaltenen Schwestergruppenverhältnisse gründen sich haupsächlich auf Merkmalszustände, die wahrscheinlich konvergent entwickelt wurden, oder auf plesiomorphe Übereinstimmungen. Die resultierenden Schwestergruppen sind bei Hinzuziehung weiterer Merkmale (Crowson 1960, 1967, 1972, 1975, Beutel 1995, Browne & Scholtz 1995, Lawrence & Newton 1995) größtenteils nicht aufrecht zu erhalten. Diese schlechte Auflösung innerhalb der Polyphaga ist einerseits auf die relativ geringe Zahl an untersuchten Familien und an untersuchten Vertretern der einzelnen Familien zurückzuführen. Daher kann nicht ausgeschlossen werden, daß teilweise Merkmalsausprägungen in die Analyse eingegangen sind, die charakteristisch für die Art oder die Gattung, nicht aber für das höherrangige Taxon sind. Nach Arnett (1967) müßten für einen statistisch relevanten Überblick über die Coleoptera, deren größten Teil die Polyphaga stellen, Arten aus ca. 500 Gattungen untersucht werden, eine Zahl, die hier nicht einmal zu 20% erreicht wird. Andererseits müßten, um abgeleitete Merkmale der recht nahe verwandten Polyphagentaxa zu finden, die Flügelgelenkstrukturen mit einer höheren Auflösung untersucht werden. Die Arbeiten von Browne (1991), Browne, Scholtz & Kukalová-Peck (1993), Browne & Scholtz (1994, 1995, 1996), Scholtz, Browne & Kukalová-Peck (1994) und Scholtz & Browne (1996) zur Systematik der Scarabaeoidea zeigen, daß auch eine phylogenetische Analyse niederrangiger Taxa aufgrund von Merkmalen der Flügelbasis möglich ist.

Für ein Taxon, die Buprestidae (Abb.39-41B), liegt wahrscheinlich trotz der gerade genannten Einschränkungen eine autapomorphe Merkmalskombination vor. Die Form des 1Ax und seine Lagebeziehung zum PNP und zum Notum sowie die Ausbildung des 2Ax und der Medianplatten werden in dieser Form nur bei den Vertretern der Buprestidae gefunden. Eine sehr ähnliche Ausprägung des 1Ax und seiner Lage zum PNP liegt auch bei den untersuchten Vertretern der Myxophaga (Abb.25A, 25B) vor. Hier kann man aber, wie oben erwähnt, von einer konvergenten Entwicklung ausgehen, die bei den Myxophaga möglicherweise mit der extremen Größenreduktion in Zusammenhang steht.

Ebenfalls relativ gut begründet erscheint das Schwestergruppenverhältnis zwischen Staphylinidae (Abb.32A-33B) und Silphidae (Abb.28-31B), das auf die charakteristische Ausbildung des Basalarkopfes und des 3Ax zurückzuführen ist. Da aber keine weiteren Vertreter der Staphyliniformia untersucht wurden, sollte dies nur als Hinweis auf eine enge Verwandtschaft der beiden genannten Taxa gewertet werden. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Staphylinidae und Silphidae ist mit den hier zur Verfügung stehenden Merkmalen nicht zu belegen, da es durchaus möglich ist, daß diese autapomorph für einen größeren Verwandtschaftskreis sind.

Neuropterida

Die Taxa der Neuropterida werden im strict consensus tree als Polytomie mit den Coleoptera und den Strepsiptera zusammengefaßt. In 112 der 130 gleichlangen Cladogramme wird jedoch ein monophyletisches Taxon, welches die Neuropterida und die Strepsiptera umfaßt, als Schwestergruppe der Coleoptera durch drei bzw. fünf Apomorphien unterstützt:

- Die proximale Ecke des 1Ax-Körpers ist verkürzt (Merkmal Nr. 12:2).
- Der Caudalrand des Körpers des 1Ax verläuft gerade (Merkmal Nr. 14:2).
- Der caudale Fortsatz des 2Ax ist stark verlängert. Bezüglich der Wertung dieses Merkmals als Autapomorphie oder Plesiomorphie sei auf die Diskussion von Merkmal Nr. 24: 1/2 weiter oben im Abschnitt zu den Coleoptera verwiesen.
- Das 3Ax ist nicht mehr als einheitlich sklerotisiertes Element ausgebildet, sondern in drei Teilbereiche untergliedert (Merkmal Nr. 31:1).
- Das Fulcrum artikuliert sowohl mit dem 2Ax als auch mit dem 1Ax (Merkmal Nr. 41:1). Für dieses Merkmal gibt es wieder zwei Interpretationsmöglichkeiten. Einerseits kann die Verlagerung des Fulcrum unter das 1Ax bei Coleoptera und Neuropterida konvergent entstanden sein. Das würde bedeuten, daß die Archostemata, mit Ausnahme von *Priacma*, den ursprünglichen Zustand der Gelenkung zwischen Fulcrum und 2Ax bewahrt haben. Andererseits ist denkbar, daß die zumindest teilweise Verlagerung des Fulcrum unter das 1Ax ein abgeleitetes Merkmal der gemeinsamen Stammart von Coleoptera und Neuropterida ist. Daraus ergäbe sich für die Archostemata, daß unter den untersuchten Taxa nur *Priacma* den für die Coleoptera ursprünglichen Zustand bewahrt hat und die anderen Taxa sekundär die Gelenkung wieder unter das 2Ax verlagert haben. Daß dies durchaus möglich ist, zeigen Ansätze zu einer solchen Rückverlagerung bei einigen Polyphaga, z.B. bei Cleridae und Elateridae. Aus einer solchen Interpretation folgt zwangsläufig, daß *Priacma* die Schwestergruppe der restlichen Archostemata ist.

Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Teilgruppen der Neuropterida werden in der Computeranalyse nicht eindeutig aufgelöst. Zu den wahrscheinlichen Schwestergruppenverhältnissen sei auf die Rekonstruktion der Grundmuster weiter oben und die Abb.5 verwiesen.

Strepsiptera

Die Position der Strepsiptera innerhalb der Neuropterida, wie sie in 112 der 130 kürzesten Bäume angenommen wird, beruht ausschließlich auf Reduktionen der Gelenkfortsätze des Notum (ANP, MNP und PNP) und der Position des Fulcrum unter dem 1Ax. Die Reduktionen sind mit hoher Wahrscheinlichkeit als Konvergenzen erklärbar. Gleiches gilt auch für die Lage des Fulcrum, zumal die Morphologie von Fulcrum, 1Ax und 2Ax deutlich von der bei Coleoptera und Neuropterida verschieden ist. Die mehrmalige unabhängige Verlagerung des Fulcrum unter das 1Ax ist durchaus nicht unwahrscheinlich, wie auch die Existenz einer gemischten Gelenkung zwischen Fulcrum, 2Ax und 1Ax im Vorderflügelgelenk der Panorpidae (Abb.82) zeigt. Aufgrund der hier untersuchten Merkmale erscheint eine nahe Verwandtschaft der Strepsiptera mit den Coleoptera und/oder den Neuropterida als nicht sehr wahrscheinlich. Wie DNA-Analysen (Whiting et al. 1997) und Untersuchungen der Flügeladerung (Whiting & Kathirithamby 1995) zeigen, kann ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Coleoptera und Strepsiptera mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden.

Neuropterida + Coleoptera

Das Taxon aus Neuropterida und Coleoptera wird durch vier bzw. fünf autapomorphe Merkmale als Monophylum begründet:
- Der Kopf des 1Ax ist deutlich verbreitert und cranial abgestutzt (Merkmal Nr. 8:2).
- Der Quotient aus der Länge des Notum und der Länge des 1Ax liegt zwischen 3 und 3,8. Dies bedeutet, daß das 1Ax, gegenüber dem plesiomorphen Zustand, relativ zum Notum vergrößert ist (Merkmal Nr. 16:1).
- Das 2Ax trägt einen langen caudalen Fortsatz (Merkmal 24:1/2).
- Wenn *Priacma* den Zustand aus dem Grundmuster der Coleoptera bewahrt hat, dann ist die partielle Verlagerung des Fulcrum unter das 1Ax eine Synapomorphie der beiden Taxa (siehe auch den Abschnitt zu Merkmal Nr. 41:1 unter Neuropterida).
- Das Subalare weist mindestens ein Drittel der Notumlänge auf und ist damit gegenüber dem plesiomorphen Zustand leicht vergrößert (Merkmal Nr. 46:1).

Holometabola

Als abgeleitete Merkmale der Holometabola können wenigstens drei Strukturen genannt werden:
- Die Praealarbrücke ist so weit reduziert, daß sie keinen Kontakt mehr zum Episternum hat (Merkmal Nr. 6:1).
- Das Basalare besitzt im hinteren dorsalen Bereich einen mittelgroßen, als einfache Beule ausgebildeten Rastknopf (Merkmale Nr. 39:1 und 40:1).
- Im Zusammenhang mit dem zuvor genannten Merkmal steht die Ausbildung einer Aufnahme für den Rastknopf des Ba durch die Basis der Subcosta und den Humerus (Merkmal Nr. 21:1).

Einfluß der Körpergröße auf die Flügelgelenkstrukturen

Wie der Vergleich sehr unterschiedlich großer, aber wahrscheinlich relativ nah verwandter Arten zeigt, hat die Körpergröße nur einen geringen Einfluß auf die Ausbildung der Elemente des Flügelgelenks. Dies ist gut bei den Buprestidae (Abb.39 - 41B), Chrysomelidae (Abb.62 A - 64B) und im Vergleich von *Micromalthus* (Abb.17) mit den anderen Archostemata (Abb.8 bis 16B) zu sehen. Die hauptsächlichen Veränderungen des Flügelgelenks bei Größenreduktion sind eine verringerte Sklerotisierung der Medianplatten, des Caudalarms des 3Ax und des apikalen Bereichs des PNP. Ansonsten bleiben die Einzelelemente in der für das jeweilige Taxon charakteristischen Ausbildung erhalten.

Ursprung der Axillarsklerite

Die Untersuchung der Flügelgelenkelemente bei niederen Holometabola ergibt keinen Widerspruch zu der z.B. schon von Snodgrass (1909) geäußerten Ansicht, daß die Axillarsklerite einerseits aus einer Abspaltung des Notum (1Ax), andererseits aus sekundären Sklerotisierungen der Flügelmembran (2Ax, 3Ax) hervorgehen. Dabei gibt es bei rezenten Pterygoten (Brodskiy 1988, 1994) keine Hinweise auf eine Entstehung der drei Axillarsklerite und der Medianplatten aus vielen kleineren Elementen, wie sie von Kukalová-Peck (1991) für einen anzestralen Pterygotenflügel angenommen werden und die teilweise auch innerhalb der Coleoptera noch erkennbar sein sollen (Kukalová-Peck & Lawrence 1993). Auch Reduktionsstadien der Flügel und ihrer Gelenke (Abb.67) (Smith 1964, Geisthard 1974) liefern bei den Coleopteren keine Hinweise auf einen mehrteiligen

Ursprung der Axillarsklerite. Je nach Ausmaß der Reduktion verlieren die Medianplatten, 2Ax und 3Ax ihre typische Gestalt und Sklerotisierung, lösen sich aber nie in mehrere Elemente auf. Das 1Ax verschmilzt schon bei relativ geringen Reduktionen mit dem Notum, behält aber seine charakteristische Form auch bei extremer Rückbildung bei (Smith 1964, Geisthard 1974).

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wurden die Skelettstrukturen der Basis der Hinterflügel verschiedener Vertreter der Insekten untersucht. Zu diesem Zweck standen insgesamt 83 Arten der Coleoptera, Neuropterida und weiterer Taxa der Holometabola und hemimetaboler Neoptera zur Verfügung. Es wurden 67 Arten der Coleoptera bearbeitet. Davon entstammen fünf Arten den Archostemata, sieben den Adephaga, zwei den Myxophaga und 53 den Polyphaga. Neun Arten der Neuropterida konnten untersucht werden, von denen drei den Megaloptera, zwei den Raphidioptera und vier den Planipennia angehören. Weitere vier Arten der Holometabola und drei Arten der hemimetabolen Neoptera wurden zu Vergleichszwecken herangezogen.

Um für die Rekonstruktion der Evolution des Flügelgelenks innerhalb der Holometabola eine von abgeleiteten Merkmalen möglichst freie Außengruppe zur Verfügung zu haben, wurde das Grundmuster des Flügelgelenks der Stammart der Neoptera aufgrund von eigenen Untersuchungen und anhand von Literaturangaben rekonstruiert. Darauf aufbauend wurden die Entwicklung der Flügelbasis und die Verwandtschaftsverhältnisse bei den Neuropterida und den Coleoptera sowie bei ihren Teilgruppen sowohl mental als auch mit Hilfe des Computers analysiert.

Für die Computeranalyse wurde eine Matrix mit 36 höherrangigen Taxa und 47 Merkmalen der Skelettelemente der Hinterflügelbasis zusammengestellt.

Sowohl aus der mentalen als auch aus der computergestützten Verwandtschaftsanalyse ergaben sich einige durch Autapomorphien aus dem Bereich der Flügelbasis begründbare monophyletische Taxa.

So sind die Holometabola durch drei abgeleitete Merkmale gekennzeichnet, von denen besonders der Erwerb eines Arretierungsmechanismus zwischen den Basen von Costa und Subcosta und dem Basalare zu nennen ist.

Ein monophyletisches Taxon aus Coleoptera und Neuropterida wird durch vier abgeleitete Merkmale wahrscheinlich gemacht. Diese umfassen unter anderem ein gegenüber dem Notum vergrößertes 1Ax und einen langen caudalen Fortsatz am 2Ax.

Die Coleoptera selbst sind, wie ihre vier Teilgruppen, die Archostemata, die Adephaga, die Myxophaga und die Polyphaga, jeweils durch mehrere autapomorphe Merkmale als monophyletisch ausgewiesen. Myxophaga und Polyphaga sind durch synapomorphe Merkmale als Schwestergruppen gekennzeichnet. Ebenfalls durch Synapomorphien belegte Schwestergruppenverhältnisse konnten für die Adephaga und das Taxon aus Polyphaga + Myxophaga sowie für die Archostemata und das Monophylum aus Adephaga + Myxophaga + Polyphaga ermittelt werden. *Micromalthus debilis* ist durch die Struktur der Flügelbasis als den Archostemata zugehörig charakterisiert.

Für die Neuropterida ergaben sich aus der Untersuchung ebenfalls mehrere abgeleitete Merkmale. Als besonders auffällig sei die gegenüber dem Grundmuster der Holometabola

abgewandelte Gestalt des 1Ax genannt. Für die Teiltaxa der Neuropterida konnten durch Autapomorphien begründbare Schwestergruppenverhältnisse zwischen den Megaloptera und den Raphidioptera sowie zwischen den Planipennia und dem Taxon aus Megaloptera + Raphidioptera ermittelt werden. Die beiden Teilgruppen der Megaloptera, die Sialidae und die Corydalidae, sind ebenfalls durch abgeleitete Merkmale als Monophyla gekennzeichnet. Für die Megaloptera insgesamt ließen sich allerdings keine Autapomorphien in den Strukturen der Flügelbasis ermitteln.

Da diese Untersuchung auf einer relativ geringen Anzahl von Taxa beruht, sind zur Überprüfung und Erweiterung der hier gewonnenen Ergebnisse weitergehende Arbeiten erforderlich. Insbesondere aus den Neuropterida sollten möglichst viele Arten untersucht werden. Auch eine Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Archostemata würde helfen, noch offene Fragen zur Evolution des Flügelgelenks und zum hier postulierten Schwestergruppenverhältnis zwischen Coleoptera und Neuroptera zu klären.

Aufgrund der in dieser Arbeit gewonnenen Erkenntnisse ist davon auszugehen, daß die Untersuchung des Flügelgelenks bei den restlichen Taxa der Holometabola wesentliche Beiträge zur Ermittlung der phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen Gruppen leisten kann.

ABSTRACT

This work deals with the skeletal structures of the hind wing base of insects. Eighty-three species were available for investigation. Sixty-seven species of Coleoptera were examined: five Archostemata, seven Adephaga, two Myxophaga, and 53 Polyphaga. Of the nine neuropterid species, three belong to Megaloptera, two to Raphidioptera and four to Planipennia. Four additional species of holometabolous taxa and three species of hemimetabolous Neo-ptera were used for outgroup comparison.

The phylogenetic relationships between the taxa of Neuropterida and Coleoptera were analysed mentally as well as by computer (PAUP 3.1). For the cladistic analysis a matrix consisting of 36 taxa and 47 characters of the hind wing base was composed.

For Holometabola three derived characters could be found. The most prominent of these characters is a locking mechanism between the bases of costa and subcosta and the basalare.

A sistergroup relationship between Coleoptera and Neuropterida is supported by four synapomorphies. Among these are a first axillary which is greatly enlarged with respect to the notum and a long posterior process of the second axillary.

The Coleoptera as a whole, as well as its four sub-groups Archostemata, Adephaga, Myxophaga, and Polyphaga are each supported as monophyla by several autapomorphies.

Myxophaga and Polyphaga are classified as sistergroups. Sistergroup relationships are supported for Adephaga and the taxon consisting of Myxophaga + Polyphaga and for Archostemata and the taxon comprising Adephaga + Myxophaga + Polyphaga. *Micromalthus debilis* is characterized as a member of Archostemata by its wing base structures.

For Neuropterida a number of autapomorphies were found, too. Especially striking is the form of the first axillary. Within the Neuropterida sistergroup relationships between Megaloptera and Raphidioptera and between Planipennia and the taxon comprising Megaloptera + Raphidioptera are supported.

The size of the insect has only a subordinate influence on the structures of the wing base. Investigation of closely related species of different size revealed that mainly the extent of sclerotisation of the median plates, the caudal arm of the third axillary, and the apical area of the posterior notal wing process is reduced in smaller animals. The form of the wing base elements is not affected by body size.

The investigation of the wing base of holometabolous insects yielded no evidence against the theory already mentioned by Snodgrass (1909), that the axillary sclerites originate as split off from the notum (1Ax) and as newly formed elements of the wing membrane (2Ax, 3Ax). In recent pterygotes (Brodskiy 1988, 1994) nothing supports an origin of the three axillaries and the median plates from a number of smaller elements, as postulated by Kukalová-Peck (1991). According to Kukalová-Peck & Lawrence (1993) these original elements are recognizable in some extant Coleoptera. But even in Coleoptera with different degrees of wing degeneration (Abb.67) (Smith 1964, Geisthard 1974) there is no indication of an origin of the axillaries from smaller elements.

LITERATUR

Achtelig, M., & N.P. Kristensen (1973): A re-examination of the relationships of the Raphidioptera (Insecta). – Z. zool. Syst. Evol.forsch. 11:268-274.

Adolph, G.E. (1879): Über Insektenflügel. – Nova Acta Leopoldina Carolinae 41:213-292.

Arnett, R.H. jr. (1967): Present and future systematics of the Coleoptera in North America. – Ann. Ent. Soc. Am. 60:162-171.

Badonnel, A. (1934): Recherches sur l'anatomie des Psoques. – Bull. Biol. France Belgique, Suppl. 18, 241 S.

Baehr, M. (1975): Skelett und Muskulatur des Thorax von *Priacma serrata* Leconte (Col.: Cupedidae). – Z. Morph. Tiere 81:55–101.

Bauer, A. (1910): Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. – Z. wiss. Zool., Abt. A 95:594-646.

Belkaceme, T. (1991): Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax von *Noterus laevis* Sturm. Ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Noteridae (Coleoptera: Adephaga). – Stuttgart. Beitr. Naturk., Ser. A 462:1-94.

Betts, C.R. (1986): The comparative morphology of the wings and axillae of selected Heteroptera. – J. Zool. (B) 1:255-282.

Beutel, R.G. (1986): Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax von *Hygrobia tarda* (Herbst). Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Hydradephaga (Insecta: Coleoptera). – Stuttgart. Beitr. Naturk. (A) 388:1-54.

– (1995): Phylogenetic analysis of Elateriformia (Coleoptera: Polyphaga) based on larval characters. – J. Zool. Syst. Evol. Res. 33:145-171.

Brodskiy, A.K. (1979a): Evolution of the flight apparatus in Plecoptera. Part 1. Functional morphology of the wings. – Ent. Rev. 58:31-36.

– (1979b): Evolution of the flight apparatus in Plecoptera. Part II. Functional morphology of the axillary apparatus, the skeleton, and the musculature. – Ent. Rev. 58:16-26.

– (1986): Flight of the gigantic stonefly *Allonarcys sachalina* (Plecoptera, Pteronarcyidae) and the study of the wing subination mechanism in insects. – Zool. Zhur. 65:349-360.

– (1987): Struktur und Funktion der Insektenflügel. – Trudy Vses. ent. Obsch., Akad. Nauk SSSR, Leningrad 69:4-19 [russisch].

– (1988): Structure, functioning and evolution of the wing articulation in insects. – Tschtenuja Pam. Nikolaja Aleksandreovitscha Cholodkovskovo 78:3-47 [russisch].

Brodskiy, A.K. (1992): Structure, function, and evolution of the terga of wing-bearing segments of insects. II. Organizational features of the terga in different orders of insects. – Ent. Rev. 71:8-28.

– (1994): The evolution of insect flight. – Oxford Sci. Publ., Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, 229 S.

Browne, D.J. (1991): Wing structure of the genus *Eucanthus* Westwood; confirmation of the primitive nature of the genus (Scarabaeoidea: Geotrupidae: Bolboceratinae). – J. ent. Soc. South. Africa 54:221-230.

Browne, D.J., & C.H. Scholtz (1994): The morphology and terminology of the hindwing articulation and wing base of the Coleoptera, with specific reference to the Scarabaeoidea. – Syst. Ent. 19:133-143.

– & – (1995): Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. – Syst. Ent. 20:145-173.

– & – (1996): The morphology of the hind wing articulation and wing base of the Scarabaeoidea (Coleoptera) with some phylogenetic implications. – Bonn. zool. Monogr. 40; 200 S.

Browne, D.J., C.H. Scholtz & J. Kukalová-Peck (1993): Phylogenetic significance of wing characters in the Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). – Afr. Ent. 1:195-206.

Comstock, J.H., & J.G. Needham (1898): The wings of insects. – Am. Nat. 32:43-48, 81-89, 231-257, 335-340, 413-424, 561-565, 769-777, 903-911.

– & – (1899): The wings of insects. – Am. Nat. 33:117-126, 573-582, 845-860.

Crampton, G.C. (1914): The ground plan of a typical thoracic segment in winged insects. – Zool. Anz. 44:56-67.

– (1918): A phylogenetic study of the terga and wing bases in Embids, Plecoptera, Dermaptera, and Coleoptera. – Psyche, Cambridge 25:4-12.

– (1919): Phylogenetic study of the mesothoracic terga and wing bases in Hymenoptera, Neuroptera, Mecoptera, Diptera, Trichoptera and Lepidoptera. – Psyche, Cambridge 21:58-64.

Crowson, R.A. (1960): The phylogeny of Coleoptera. – Ann. Rev. Ent. 5:111-134.

– (1967): The natural classification of the families of Coleoptera. – Nathaniel Lloyd, London. 214 S.

– (1972): A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethidae. – Rev. Univ. Madrid 21(82):35-77.

– (1975): The evolutionary history of Coleoptera, as documented by fossil and comparitive evidence. – Atti X Congr. Nazionale Ent. Sassari, Italia: 47-90.

Czihak, G. (1953/1954): Beiträge zur Anatomie des Thorax von *Sialis flaviventris* L. – Österr. zool. Z. 4:421-448.

Doyen, J.T. (1965): The skeletal anatomy of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). – Misc. Publ. Ent. Soc. Am. 5:102-150.

Emelianov, A.F. (1977): Homologe Strukturen im Flügel von Zikaden und primitiven Polyneoptera. – Trudy Vses. ent. Obsch., Akad. Nauk SSSR, Leningrad 58:3-48.

Ennos, A.R. (1987): A comparitive study of the flight mechanism of Diptera. – J. exp. Biol. 127:355-372.

Farris, J.S. (1982): Outgroups and parsimony. – Syst. Zool. 31:328-334.

Ferris, G.F. (1940): The morphology of *Plega signata* (Hagen) (Neuroptera: Mantispidae). – Micro-entomology 5:33-56.

Ferris, G.F., & P. Pennebaker (1939): The morphology of *Agulla adnixa* (Hagen) (Neuroptera: Raphidiidae). – Microentomology 4:121-142.

Forbes, W.T.M. (1922): The wing-venation of Coleoptera. – Ann. Ent. Soc. Am. 15:328-352.

– (1926): The wing-folding patterns of the Coleoptera. – J. New York Ent. Soc. 34:42-68, 91-139.

– (1943): The origin of wings and venational types in insects. – Am. Midl. Nat. 29:381-405.

Geisthardt, M. (1974): Das thorakale Skelett von *Lamprohiza splendidula* (L.) unter besonderer Berücksichtigung des Geschlechtsdimorphismus (Coleoptera: Lampyridae). – Zool. Jb. (Anat.) 93:299-334.

Hamilton, K.G.A. (1972a): The insect wing, Part III. Venation of the orders. – J. Kansas Ent. Soc. 45:145-162.

– (1972b): The insect wing, Part IV. Venational trends and the phylogeny of the winged orders. – J. Kansas Ent. Soc. 45:295-308.

Hennig, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 S.

– (1966): Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 246 S.

– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. W. Kramer, Frankfurt a.M., 436 S.

– (1982): Phylogenetische Systematik. P. Parey, Berlin, Hamburg, 246 S.

Ivanov, V.D. (1995): Comparative analysis of wing articulation in archaic Lepidoptera. – Ent. Rev. 74:32-53.

Kéler, S. von (1963): Entomologisches Wörterbuch. Akademie verlag, Berlin, 774S.

Kelsey, C.P. (1957): The skeleto-motor mechanism of the dobsonfly *Corydalus cornutus* 2: Pterothorax. – Mem. Cornell Univ. agr. Exp. Stn. 346:1-42.

Kinzelbach, R. (1971): Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). – Zoologica 41:1-256.

Klausnitzer, B. (1975): Probleme der Abgrenzung von Unterordnungen bei den Coleoptera. – Ent. Abh. 40:269-275.

Kleinow, W. (1966): Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermapteren. – Z. Morph. Ökol. Tiere 56:363-416.

Korn, W. (1943): Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europaeus* und ihre Metamorphose. – Zool. Jb. (Anat.) 68:273-331.

Kristensen, N.P. (1981): Phylogeny of insect orders. – Ann. Rev. Ent. 26:135-157.

Kukalová-Peck, J. (1983): Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. – Can. J. Zool. 61:1618-1669.

– (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. – In: C.S.I.R.O (ed.), Insects of Australia, 2nd ed., Vol. 1., Melbourne University Press, Melbourne, 141-179.

Kukalová-Peck, J., & J.F. Lawrence (1993): Evolution of the hind wing in Coleoptera. – Can. Ent. 125:181-258.

Larsén, O. (1966): On the morphology and function of the locomotor organs of Gyrinidae and other Coleoptera. – Opusc. Ent., Suppl. 30, 242 S.

Lawrence, J.F., & A.F. Newton (1982): Evolution and classification of beetles. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:261-290.

– & – (1995): Families and subfamilies of Coleoptera. – In: Pakaluk, J., & S.A. Slipinski: Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: 779-1006.

Maki, T. (1936): Studies of the skeletal structure, musculature, and nervous system of the alderfly *Chauliodes formosanus* Petersen. – Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ. 16:117-243.

– (1938): Studies of the thoracic musculature of insects. – Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ. 24:1-343.

Malicky, H. (1973): Trichoptera (Köcherfliegen). – Handbuch der Zoologie 4, 2-2/29, 187 S.

Matsuda, R. (1970): Morphology and evolution of the insect throax. – Mem. Ent. Soc. Can. 76:3-431.

Mickoleit, G. (1967): Das Thorakalskelett von *Merope tuber* Newman (Protomecoptera). – Zool. Jb. (Anat.) 84:313-342.

– (1968): Zur Thoraxmuskulatur der Bittacidae. – Zool. Jb. (Anat.) 85:386-410.

– (1969): Vergleichend anatomische Untersuchungen an der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuropteria und Mecopteria (Insecta: Holometabola). – Z. Morph. Tiere 64:151-178.

– (1971): Das Exoskelett von *Notiothauma reedi* MacLachlan, ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Mecoptera (Insecta). – Z. Morph. Tiere 69:318-362.

– (1973a): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta: Holometabola). – Z. Morph. Tiere 74:37-64.

Mickoleit, G. (1973b): Zur Anatomie und Funktion des Raphidiopteren-Ovipositors (Insecta, Neuropteroidea). – Z. Morph. Tiere 76:145-171.

Miller, F.W. (1933): Musculature of the lacewing *Chrysopa plorabunda* (Neuroptera). – J. Morph. 55:29-51.

Nixon, K.C., & J.M. Carpenter (1993): On outgroups. – Cladistics 9:413-426.

– & – (1996): On consensus, collapsibility, and clade concordance. – Cladistics 12:305-321.

Onesto, E. (1959a): Morfologia della regione articolare delle ali di *Anthocaris cardamines* (L.) (Lepi-doptera, Pieridae). – Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli 11,1:1-40.

- (1959b): La regione articolare delle ali di *Blatta orientalis* L. (Insecta, Blattodea). – Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli 11,6:1-40.

– (1960): La regione articolare di *Ameles decolor* (Charp.) (Insecta, Mantoidea) e il suo significato morfologico per la filogenesi di Blattotteroidei. – Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli 12:1-27.

– (1961): Morfologia della regione articolare alare di *Forficula auricularia* L. (Insecta, Dermaptera). – Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli 13:1-31.

– (1963): Studio sulla morfologia comparata del dermascheletro dei Tettigonioidei. – Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli 15:1-38.

– (1965): Morfologia della regione articolare alare e delle pleure nei Plecotteri. – Boll. Soc. Nat. Napoli 74:22-39.

Orchymont, A. d' (1920): La nervation alaire des Colèopteres. – Ann. Soc. Ent. France 89:1-50.

– (1921): Apercu de la nervation alaire des Colèopteres. – Ann. Soc. Ent. Belgique 61:256-278.

Paulus, H.F. (1986): Comparative morphology of the larval eyes of Neuropteroidea. – In: Gepp et al.: Recent Research in Neuropterology, Graz: 157-164.

Pfau, H.K. (1977): Zur Morphologie und Funktion des Vorderflügels und Vorderflügelgelenks von *Locusta migratoria* L. – Fort. Zool. 24:341-345.

– (1986): Untersuchungen zur Konstruktion, Funktion und Evolution des Flugapparates der Libellen (Insecta, Odonata). – Tijdschrift Ent. 129:35-123.

– (1991): Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. – Adv. Odonatology 5:109-141.

Ponomarenko, A.G. (1969): Historical development of the Coleoptera-Archostemata. – Trudy Pal. Inst. 125:1-240.

- (1971): The geological history and evolution of beetles. – Proc. Int. Congr. Entomol., 13th, Moscow 1: 281.

– (1972): On the nomenclature of the wing-venation in Coleoptera. – Ent. Rev. 51:454-458.

Pringle, J.W.S. (1976): The muscles and sense organs involved in insect flight. 3-15 – In: Rainey, R.C. (ed.): Insect Flight – Symposia of the Royal Entomological Society of London 7, Blackwell Scientific Publications, Oxford u.a., 287 S.

Redtenbacher, J. (1886): Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. – Ann. kaiserl.-königl. nat. Hofmus. 1:153-232.

Roger, O. (1875): Das Flügelgeäder der Käfer, Erlangen, 17 S.

Romeis, B. von (1968): Mikroskopische Technik. Oldenbourg, München, 757 S.

Schneider, P. (1978): Die Flug- und Faltungstypen der Käfer (Coleoptera). – Zool. Jb. (Anat.) 99:174-210.

– (1987): Mechanik des Auf- und Abschlages der Hinterflügel bei Käfern (Coleoptera). – Zool. Anz. 218:25-32.

Scholtz, C.H., & D.J. Browne (1996): Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea): a case for a new family. – J. Nat. Hist. 30:597-614.

Scholtz, C.H., D.J. Browne & J. Kukalová-Peck (1994): Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). – Syst. Ent. 19:259-277.

Sharplin, J. (1963): Wing base structure in Lepidoptera. I. Fore Wing Base. – Can. Ent. 95:1024-1050.

Smith, D.S. (1964): The structure and development of flightless Coleoptera: A light and electron microscopic study of the wings, thoracic exoskeleton and rudimentary flight musculature. – J. Morph. 114:107-184.

Snodgrass, R.E. (1908): A comparative study of the thorax in Orthoptera, Euplexoptera and Coleo-ptera. – Proc. Ent. Soc. Washington 9:95-108.

- (1909): The thorax of insects and articulation of wings. – Proc. U.S. Nat. Mus. 36:511-595.

– (1911): The thorax of the Hymenoptera. – Proc. U.S. Nat. Mus. 39:37-91.

– (1927): Morphology and mechanism of the insect thorax. – Smith. Misc. Coll. 80:1-108.

– (1935): Principles of insect morphology. McGraw-Hill, New York, N.Y., 667 S.

Stellwaag, F. (1914): Der Flugapparat der Lamellicornier. – Z. wiss. Zool. 108:359-429.

Swofford, D.L. (1993): PAUP phylogenetic analysis using parsimony Version 3.1. – Laboratory of Molecular Systematics, Smithsonian Institution.

Tannert, W. (1958): Die Flügelgelenkung bei Odonaten. – Dtsch. Ent. Z. (N.F.) 5:394-455.

Taylor, L.H. (1918): The thoracic sclerites of Hemiptera and Heteroptera. – Ann. Ent. Soc. Am. 11:225-254.

Wallace, F.L. (1971): A comparative morphological study of the wing venation of the order Coleoptera. – Dissertation, Clemson University, 126 S.

Wallace, F.L., & R.C. Fox (1975): A comparative morphological study of the hindwing venation of the order Coleoptera, Part I. – Proc. Ent. Soc. Washington 77:329-354.

Watrous, L.E., & Q.D. Wheeler (1981): The out-group comparison method of character analysis. – Syst. Zool. 30:1-11.

Weber, H. (1924a): Das Grundschema des Pterygotenthorax. – Zool. Anz. 60:17-37 + 57-83.

– (1924b): Das Thoraxskelett der Lepidopteren. – Z. Anat. Entw.gesch. 23:277-331.

– (1926): Der Thorax der Hornisse. – Zool. Jb. (Anat.) 47:1-100.

Whiting, M.F., J.C. Carpenter, Q.D. Wheeler & W.C. Wheeler (1997): The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. – Syst. Biol. 46:1-68.

Whiting, M.F., & J. Kathirithamby (1995): Strepsiptera do not share hind wing venational syn-apomorphies with Coleoptera: a reply to Kukalová-Peck and Lawrence. – J. New York Ent. Soc. 103:1-14.

Wootton, R.J. (1979): Function, homology and terminology in insect wings. – Syst. Ent. 4:81-93.

Tabelle 1: Winkel und Längenverhältnisse von 1Ax und PNP (Abb.3)

			Art	Winkel α (Abb.3)	Notumlänge / Länge des 1Ax	Länge des 1Ax / Länge des Fulcrum	Winkel β zwischen Achsen (a) und (b) (Abb.3)	Länge 1Ax / Länge der Strecke x (Abb.3)
Coleoptera	Archostemata	Cupedidae	*Cupes capitatus*	68,0	1,3	10,0	39,0	0,200
Coleoptera	Archostemata	Cupedidae	*Priacma serrata*	53,0	1,7	7,9	30,0	0,182
Coleoptera	Archostemata	Cupedidae	*Distocupes varians*	52,0	1,6	11,0	40,0	0,250
Coleoptera	Archostemata	Cupedidae	*Tenomerga concolor*	56,0	1,6	25,0	39,0	0,280
Coleoptera	Archostemata	Micromalthidae	*Micromalthus debilis*	57,0	1,7	?	20,0	0,172
Coleoptera	Myxophaga	Hydroscaphidae	*Hydroscapha* sp.	32,0	1,5	?	13,0	0,133
Coleoptera	Myxophaga	Microsporidae	*Microsporus* sp.	?	1,7	?	17	?
Coleoptera	Adephaga	Carabidae	*Cicindela lunulata*	56,0	1,5	12,5	27,0	0,053
Coleoptera	Adephaga	Carabidae	*Harpalus* sp.	63,0	1,4	?	25,0	0,036
Coleoptera	Adephaga	Carabidae	*Amara* sp.	63,0	1,6	7,8	28,0	0,065
Coleoptera	Adephaga	Dytiscidae	*Dytiscus marginalis*	75,0	1,5	11,0	25,0	0,098
Coleoptera	Polyphaga	Hydrophilidae	*Hydrophilus piceus*	36,0	2,4	4,4	17,0	0,172
Coleoptera	Polyphaga	Hydrophilidae	*Helophorus* sp.	32,0	2,1	4,4	12,0	0,250
Coleoptera	Polyphaga	Silphidae	*Oeceoptoma thoracica*	38,0	2,2	5,8	8,0	0,111
Coleoptera	Polyphaga	Silphidae	*Blitophaga opaca*	38,0	2,9	6,7	10,0	0,108
Coleoptera	Polyphaga	Silphidae	*Nicrophorus vespilloides*	30,0	2,7	5,3	9,0	0,029
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	*Ontholestes murinus*	25,0	2,4	6,6	7,0	0,156
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	*Quedius* sp.	38,0	2,7	6,2	7,0	0,114
Coleoptera	Polyphaga	Lucanidae	*Sinodendron cylindricum*	36,0	2,7	4,9	8,0	0,313
Coleoptera	Polyphaga	Scarabaeidae: Rutelinae	*Phyllopertha horticola*	44,0	2,1	4,0	8,0	0,162
Coleoptera	Polyphaga	Byrrhidae	*Byrrhus* sp.	30,0	1,6	4,0	8,0	0,167
Coleoptera	Polyphaga	Buprestidae	*Chalcophora mariana*	32,0	1,9	5,6	15,0	0,270
Coleoptera	Polyphaga	Buprestidae	*Anthaxia* sp.	40,0	1,8	8,8	16,0	0,250
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	*Denticollis linearis*	40,0	2,3	4,1	10,0	0,071

Fortsetzung Tabelle 1: Winkel und Längenverhältnisse von 1Ax und PNP (Abb.3)

			Art	Winkel α (Abb.3)	Notumlänge / Länge des 1Ax	Länge des 1Ax / Länge des Fulcrum	Winkel β zwischen Achsen (a) und (b) (Abb.3)	Länge 1Ax / Länge der Strecke x (Abb.3)
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	*Hemicrepidius niger*	38,0	1,9	4,5	11,0	0,163
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	*Argiotes pilosellus*	42,0	2,1	3,5	16,0	0,228
Coleoptera	Polyphaga	Lampyridae	*Lamprohiza splendidula*	29,0	2,1	4,0	12,0	0,150
Coleoptera	Polyphaga	Cantharidae	*Cantharis nigricans*	24,0	3,5	2,3	7,0	0,109
Coleoptera	Polyphaga	Dermestidae	*Dermestes lardarius*	28,0	2,8	6,8	8,0	0,121
Coleoptera	Polyphaga	Cleridae	*Trichodes* sp.	27,0	2,4	6,1	11,0	0,362
Coleoptera	Polyphaga	Cleridae	*Thanasimus formicarius*	31,0	2,4	8,3	11,0	0,265
Coleoptera	Polyphaga	Melyridae	*Malachius* sp.	34,0	2,3	3,3	8,0	0,286
Coleoptera	Polyphaga	Lymexylonidae	*Hylecoetus dermestoides*	40,0	2,7	5,0	5,0	0,196
Coleoptera	Polyphaga	Coccinellidae	*Calvia quatuor-decimguttata*	31,0	2,1	7,5	10,0	0,069
Coleoptera	Polyphaga	Coccinellidae	*Coccinella septempunctata*	28,0	2,2	6,1	8,0	0,119
Coleoptera	Polyphaga	Meloidae	*Lytta vesicatoria*	30,0	2,2	3,9	13,0	0,136
Coleoptera	Polyphaga	Tenebrionidae	*Tenebrio molitor*	31,0	2,5	4,9	13,0	0,156
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae: Cerambycinae	*Clytus arietis*	33,0	3,2	4,2	13,0	0,231
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae: Lamiinae	*Agapanthia villosoviridescens*	31,0	3,0	3,8	10,0	0,244
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	*Crioceris asparagi*	29,0	2,8	3,9	6,0	0,120
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	*Chrysomela populi*	35,0	2,1	5,2	8,0	0,291
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	*Leptinotarsa decimlineata*	40,0	2,3	4,2	13,0	0,151
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	*Cassida* sp.	33,0	2,2	4,1	5,0	0,207
Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae: Otiorhynchinae	*Phyllobius* sp.1	34,0	2,5	4,3	8,0	0,176
Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae: Otiorhynchinae	*Phyllobius* sp.2	22,0	2,4	-	8,0	0,206

Fortsetzung Tabelle 1: Winkel und Längenverhältnisse von 1Ax und PNP (Abb.3)

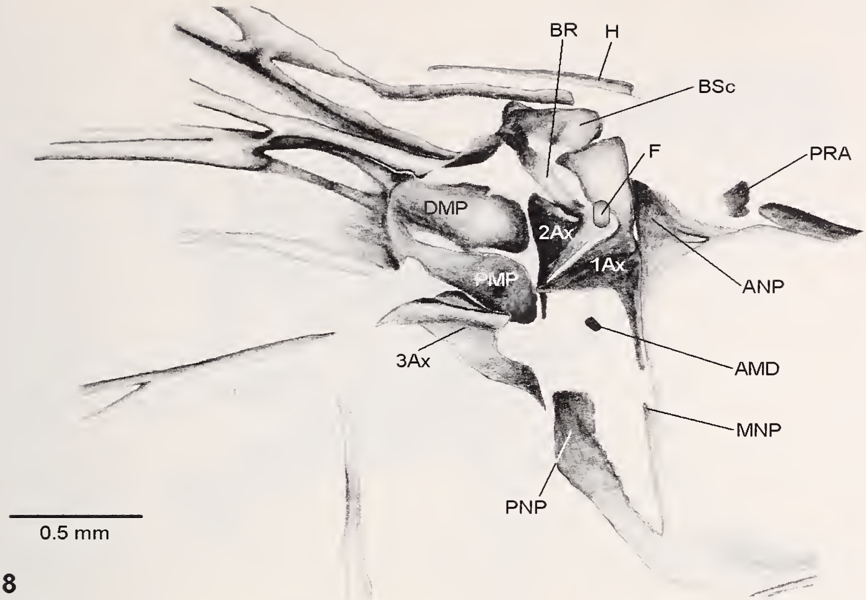
			Art	Winkel α (Abb.3)	Notum-länge / Länge des 1Ax	Länge des 1Ax / Länge des Fulcrum	Winkel β zwischen Achsen (a) und (b) (Abb.3)	Länge 1Ax / Länge der Strecke x (Abb.3)
Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae: Tanymecinae	*Chlorophanus* sp.	32,0	2,4	5,2	11,0	0,234
Neuropterida	Planipennia	Myrmeleonidae	*Cueta beieri*	70,0	6,4	4,6	32,0	0,5
Neuropterida	Megaloptera	Sialidae	*Sialis lutaria*	77,0	3,5	1,9	22,0	0,103
Neuropterida	Megaloptera	Corydalidae	*Chauliodes rastricornis*	53,0	3,5	2,5	24,0	0,0
Neuropterida	Megaloptera	Corydalidae	*Corydalus cornutus*	51,0	3,2	?	13,0	0,077
Neuropterida	Raphidioptera	Raphidiidae	*Agulla adnixa*	77,0	3,8	?	12,0	0,0
Neuropterida	Raphidioptera	Raphidiidae	*Raphidia ophiopsis*	71,0	3,4	?	11,0	0,0

Tabelle 2: Datenmatrix für die Verwandtschaftsanalyse mit PAUP 3.1.
Einträge mit mehreren Merkmalszuständen werden als Polymorphien gewertet.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Plecoptera	0	3&4	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mecoptera	3	0&2	7	6	?	1	0	0	0	2	0	3	1	3	0	0	1	4	0	0	1	5	0	0
Tenebrionidae	2	2	6	3	2	1	0	2	1&2	1	0	2	0	1	1	2	4	4	0	0	1	4	1	1
Staphylinidae	0	2	2	3	3	1	2	2	2	3	1	3	2	1	1	2	4	4	0	0	1	0	1	1
Silphidae	0&2	0&1	2	3	3	1	2	4	2	1	1	2	0	1	1	2	4	4	0	0	1	4	1	0
Meloidae	2	2	3	3	2	1	0	4	1&2	1	0	2	0	1	1	2	1	4	0	0	1	4	1	1
Melyridae	0	4	6	3	3	1	0	2	1&2	3	0	0	0	0	1	2	2	4	0	0	1	4	1	1
Lymexylonidae	2	3	6	3	4	1	0	2	1&2	2	0	2	0	1	1	2	1	2	0	0	1	4	1	1
Lampyridae	0	2	7	3	3	1	0	3	2	1	0	0	0	0	1	2	3	4	0	0	1	4	1	1
Hydrophilinae	0	3	2	3	2	1	0	2	2	2	0	2	0	1	1	2	4	1	0	0	1	4	1	1
Helophorinae	0	3	7	3	3	1	0	2	2	3	0	2	0	1	1	2	4	4	0	0	1	0	1	1
Elateridae	0	1&3	7	3	2&3	1	2	4	1	1	0	0	0	0	1	2	2	4	0	0&1	1	4	2	1
Dermestidae	0	2	7	3	3	1	0	4	1	1	0	0	0	0	1	2	4	4	0	0	1	4	1	1
Cantharidae	2	1	7	7	3	1	2	3	2	1	0	2	0	1	2	1	2	1	0	0	1	4	1	1
Buprestidae	2	4	7	2	2	1	2	5	2	1	0	1	0&1	0	1	3	1	4	0	0	1	2	1	1
Lucanidae	2	4	2	3	3	1	2	4	2	1	1	2	2	1	1	2	4	4	0	1	1	4	1	1
Scarabaeidae	0	2	5	3	3	1	0	2	2	1	2	0	1	0	1	2	3	4	0	0	1	4	1	1
Coccinellidae	2	1	4&5	7	3	1	1	4	1	1	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	1	5	2	1
Hispinae	2	3	5	7	4	1	2	4	2	1	0	0	0	0	1	2	2	4	0	0	1	4	2	1
Chrysomelidae *part.*	0	2&4	4&5&7	3	3	1	2	4	2	1	0	0	0	0	1	2	4	4	0	0	1	4	1	1
Cerambycidae	0&2	3	7	3	3	1	2	4	2	1	0	2	2	1	1	1	5	5	0	0	1	4	1	1
Cleridae	0	4	5&7	3	3	1	2	4	2	1	0	0	2	0	1	2	4	4	0	0	1	4	1	1
Byrrhidae	0	3	7	3	3	1	1	4	1	1	0	0	0	0	1	3	2	4	0	0	1	4	1	1
Curculionidae	0	3	7	3	3	1	1	4	2	1	1	0	0	0	1	2	2	4	0	0	1	4	1	1
Myrmeleonidae	3	4	7	4	0	1	0	4	1	5	0	2	1	2	0	0	4	3	0	0	2	3	0	2
Sialidae	0	1	7	6	2	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	3	0	0	1	3	0	2
Corydalidae	1	0&1	7	6	2	1	1	2	0	4&7	0	3	2	4	0	1	1	2	0	0	1	5	0	2
Raphidiidae	0	0	7	5	3	1	1	2	0	1	0	2	1	2	0	1	2	4	1	0	1	0	0	2
Hydroscaphidae	1	2	7	2	2	1	?	2	?	2	?	1	0	0	1	3	4	4	0	0	?	0	?	1
Microsporidae	0	?	7	2	2	1	?	2	?	?	?	1	1	0	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?
Micromalthidae	0	3	7	0	2	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0	3	4	4	0	0	?	0	?	?
Cupedidae	0	3&4	0	1	0	1	0	2	1	2	0	0	1	0	0	3	2	4	0	0	1	0	0	1
Dytiscidae	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	3	4	4	0	0	1	0	1	1
Cicindelinae	0	0	1	1	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3	3	1	0	1	1	1	1	1
Carabidae *part.*	0	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	3	3	4	0	1	1	0	1	1
Strepsiptera	4	4	0	8	5	1	0	2	?	6	?	0&2	0	5	0	1	5	5	0	0	?	6	0	2

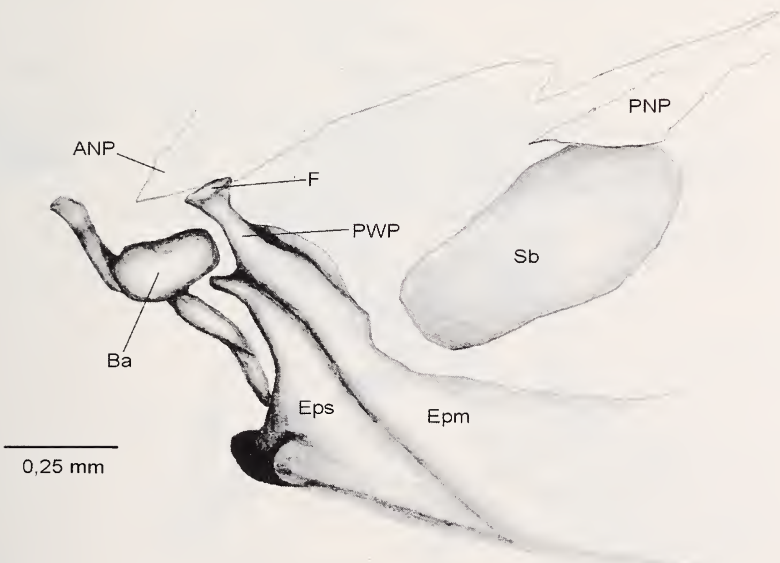
Fortsetzung Tabelle 2: Datenmatrix für die Verwandschaftsanalyse mit PAUP 3.1.
Einträge mit mehreren Merkmalszuständen werden als Polymorphien gewertet.

	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
Plecoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
Mecoptera	0	3	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	?	0	0	0	0	0
Tenebrionidae	1	1	0	1	2	0	0	1	1	4	1	1	1	1	4	6	2	2	0	1	0	2	0
Staphylinidae	0&1	1	0	1	2	1&2	0	3	2	4	1	1	2	2	3	1	2	1	0	0	2	2	0
Silphidae	0&1	1	0	1	2	0&2	0	3&4&5	2	2	1	1	1&2	3	3	1	2	1	0	0	0	0&2	0
Meloidae	1	1	0	1	2	0	0	4	2	8	1	1	2	1	1	3	2	2	0	1	0	2	0
Melyridae	1	1	0	1	0	1	0	0	0	4	1	1	?	?	3	1	2	3	0	1	0	0	0
Lymexylonidae	1	1	0	1	2	0	0	4	2	4	1	1	2	1	3	6	2	2	0	1	0	2	0
Lampyridae	0	0	0	1	2	0	0	1	2	4	1	1	2	1	3	5	2	2	1	1	0	0	0
Hydrophilinae	1	2	0	1	2	1	0	1	1	2	1	1	2	3	3	6	2	2	0	1	0	0	0
Helophorinae	1	2	0	1	2	0	0	1	1	5	1	1	2	3	3	1	2	2	0	1	0	0	0
Elateridae	0&1	1	0	1	2	0&1	0	1	2	4	1	1	1&2	3	3	6	2	2	0	1	0	0&2	0
Dermestidae	1	0	0	1	0	0	0	5	2	2	1	1	2	2	4	1	2	1	0	0	0	2	0
Cantharidae	1	1	0	1	2	1	0	3	2	4	1	1	2	1	3	1	2	3	0	1	0	2	1
Buprestidae	0	2	0&2	0	2&4	0&1	0	1&5	2	7	1	1	1&2	1	2	5	2	1	0	1	1	2	0
Lucanidae	1	1	0	1	0	2	0	2	2	4	1	1	3	1	3	6	2	2	0	0	0	2	1
Scarabaeidae	1	0	2	0	2	0	0	1	2	4	1	1	2	2	2	1	2	2	0	1	0	2	1
Coccinellidae	1	1	0	1	1	1	0	1&5	1&2	4	1	1	1	1	4	6	2	1	0	0	1	0&2	2
Hispinae	1	1	0	1	0	0	0	1	2	4	1	1	1	1	3	1	2	2	0	1	1	2	1
Chrysomelidae *part.*	1	1	0	1	0&2	0	0	1	1	4	1	1	1	3	4	6	2	2	0	1	0	2	0
Cerambycidae	1	1	0	1	1&2	0	0	1	2	4	1	1	1	1	4	6	2	2	0	1	0	2	0
Cleridae	1	1	0	1	0&2	1	0	1	2	4	1	1	2	3	4	6	2	1	0	1	0	2	1
Byrrhidae	1	1	0	1	2	1	0	4	1	2	1	1	1	3	3	6	2	2	0	1	0	0	0
Curculionidae	1	0&1	0	1	0&1	0&1	0	1	2	4	1	1	2	1	3	1	2	2	0	1	0	2	1
Myrmeleonidae	2	3	3	0	6	4	0	0	0	A	0	2	0	0	1	2	2	2	0	0	0	1	0
Sialidae	2	3	3	0	6	4	0	0	0	9	0	0	0	0	1	1	1	3	0	1	0	1	0
Corydalidae	0	3	3	0	6	4	1	0	0	9	0	0	0	0	1	1	1	3	0	1	0	1	0
Raphidiidae	0	2	0	0	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0
Hydroscaphidae	0	3	0	0	3	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?
Microsporidae	?	3	0	0	3	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?
Micromalthidae	0	2	1	0	2	1	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
Cupedidae	0	0&2	1	0	1	1	0	1	1	1&3	1	1	1	2	4	4	0	0&1	0	0	0	1	0
Dytiscidae	0	2	2	0	0	1	0	1	2	6	1	1	1	2	4	3	2	0	0	1	0	1	0
Cicindelinae	2	0	1	0	4	2	0	4	2	5	1	1	1	3	4	3	2	0	0	1	0	0	2
Carabidae *part.*	0&2	0	1&2	0	0	1	0	1&2	2	5	1	1	1	3	4	3	2	1	0	0	0	0	0
Strepsiptera	1	3	3	2	5	3	0	0	0	B	0	0	0&2	0&2	0	0	2	3	?	1	0	2&3	1&3



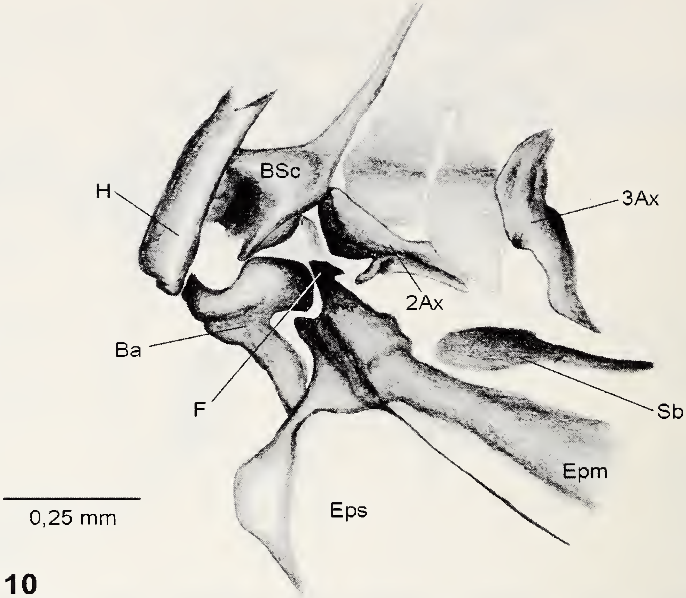
8

Abb.8: *Priacma serrata* (Archostemata: Cupedidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



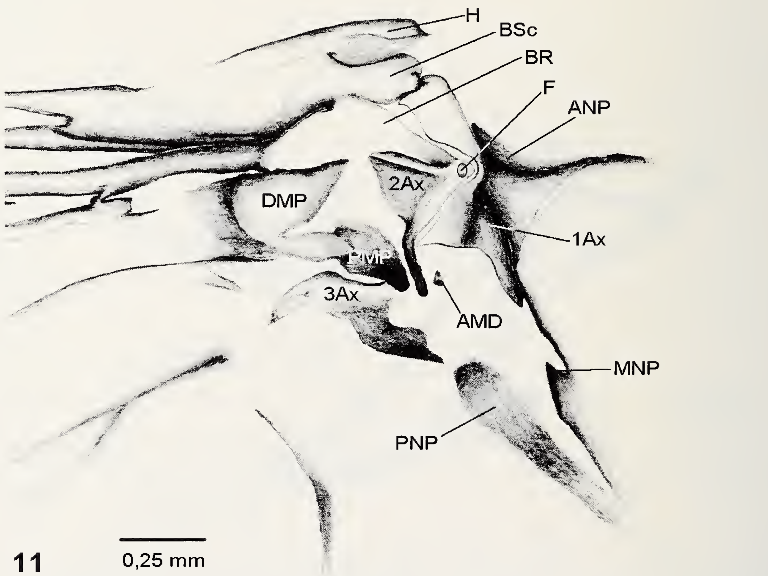
9

Abb.9: *Priacma serrata* (Archostemata: Cupedidae). Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



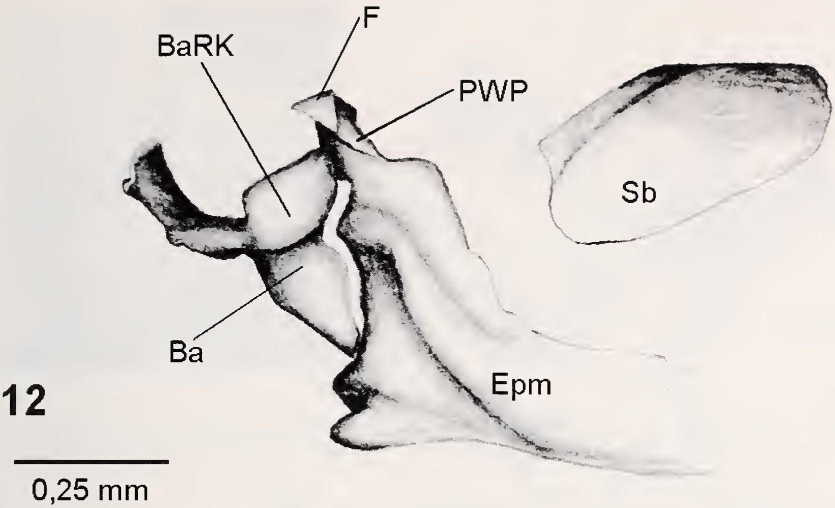
10

Abb.10: *Priacma serrata* (Archostemata: Cupedidae). Metathorax links, von latero-ventral.



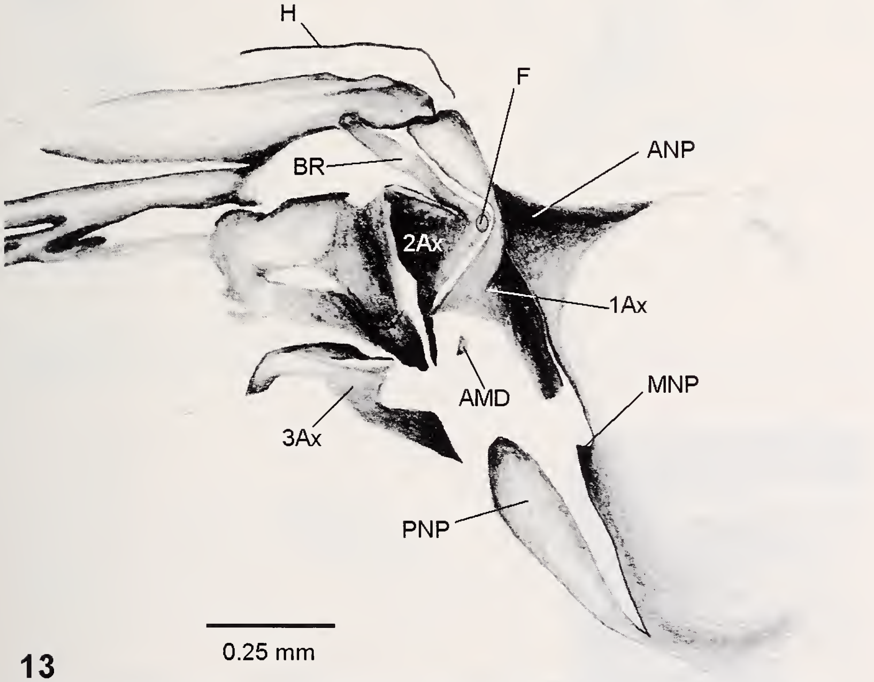
11

Abb.11: *Distocupes varians* (Archostemata: Cupedidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



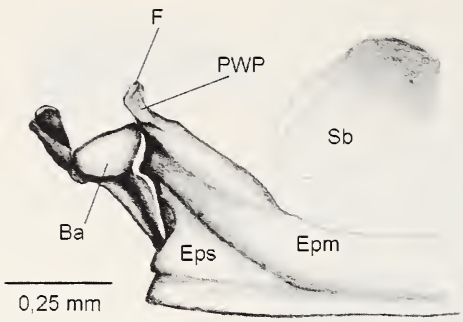
12

Abb.12: *Distocupes varians* (Archostemata: Cupedidae). Metathorax links, von dorsal. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

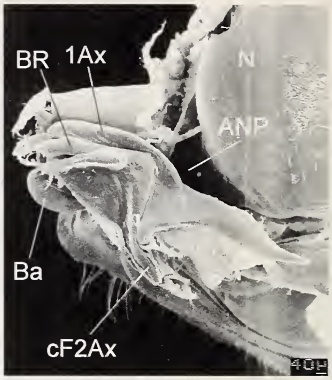


13

Abb.13: *Tenomerga concolor* (Archostemata: Cupedidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.

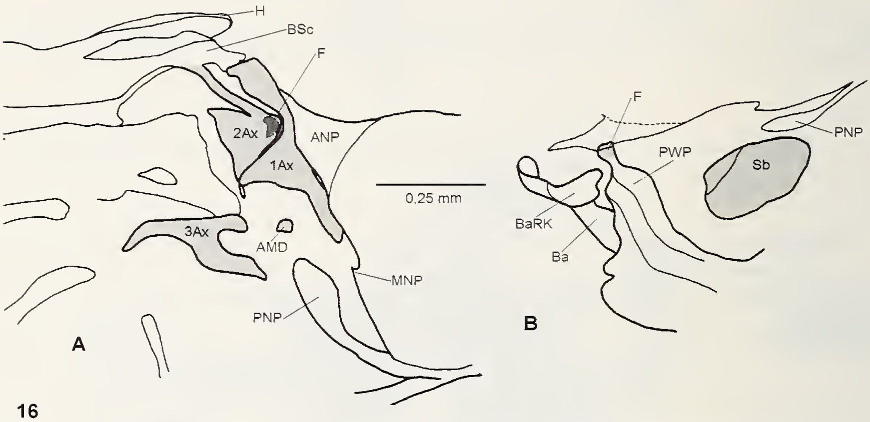


14



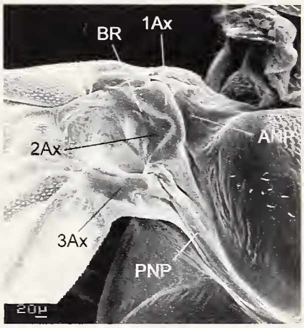
15

Abb.14-15: *Tenomerga concolor* (Archostemata: Cupedidae). **14**: Metathorax links, lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **15**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorso-lateral. Flügel und 3Ax entfernt.



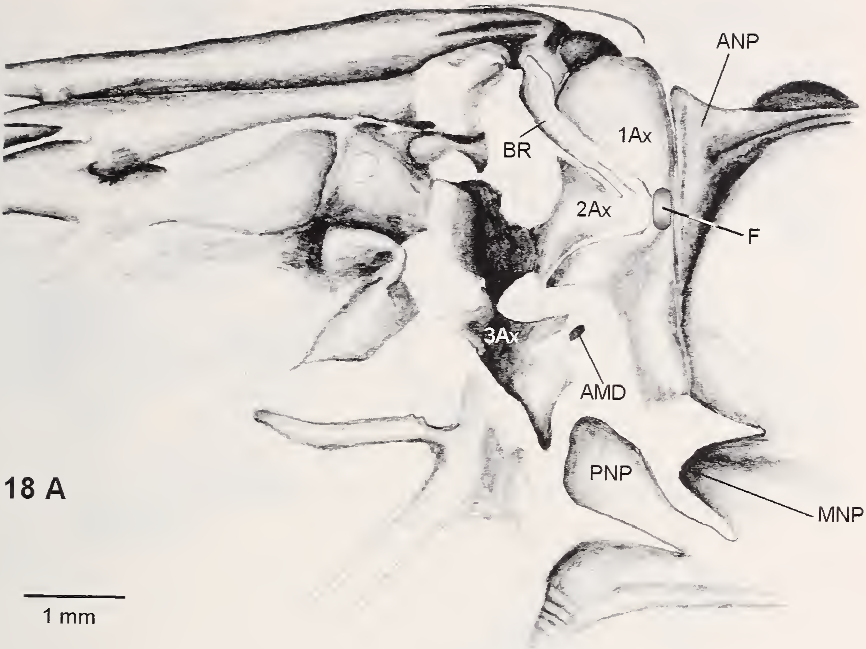
16

Abb. 16 A, B: *Cupes capitatus* (Archostemata: Cupedidae). A: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. B: Metathorax links, lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

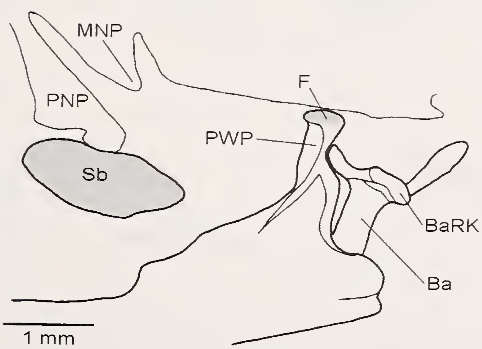


17

Abb. 17: *Micromalthus debilis* (Archostemata: Micromalthidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



18 A



18 B

Abb.18A,B: *Dytiscus marginalis* (Adephaga: Dytiscidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax rechts, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

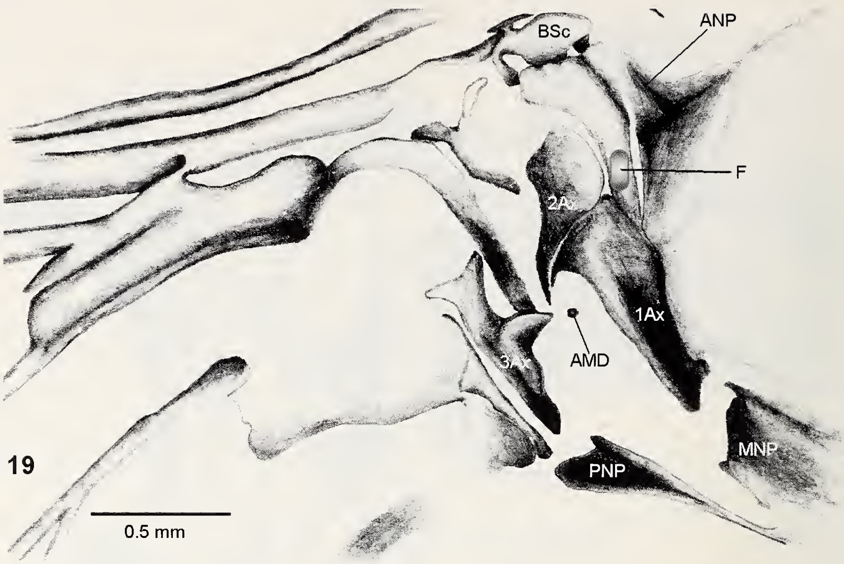


Abb.19: *Cicindela lunulata* (Adephaga: Carabidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.

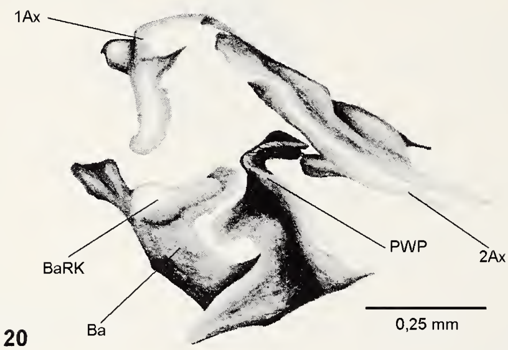


Abb.20: *Cicindela lunulata* (Adephaga: Carabidae). Metathorax links, von ventro-lateral. Flügel und 3Ax entfernt.

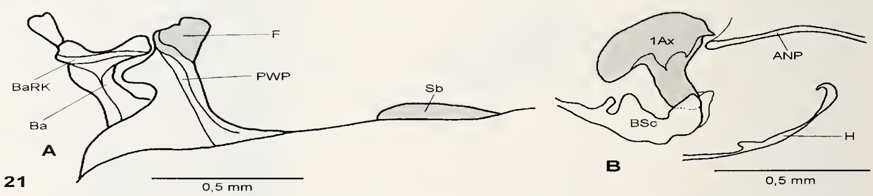
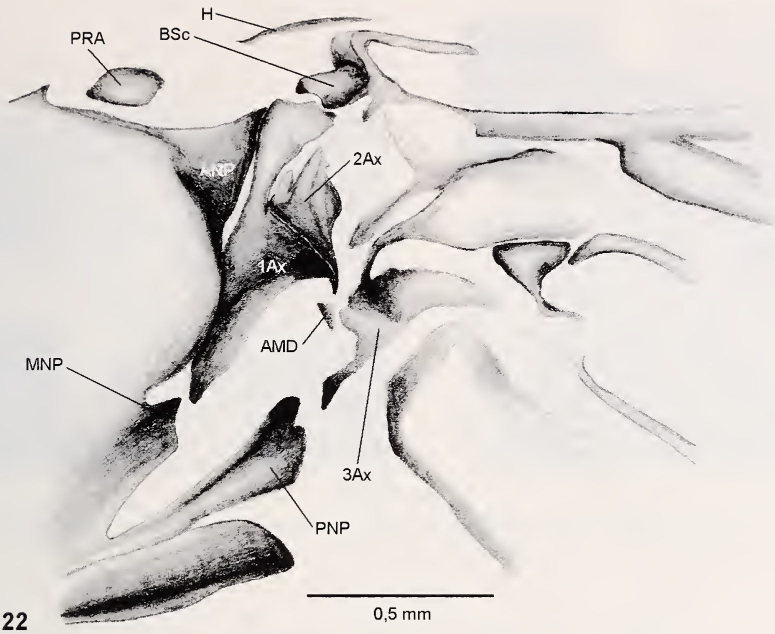
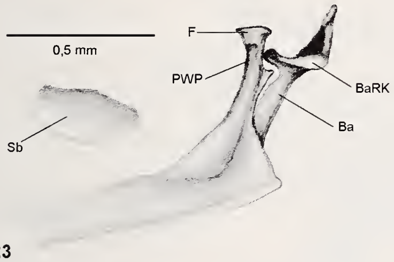


Abb.21A,B: *Cicindela lunulata* (Adephaga: Carabidae). **A**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **B**: Rechtes Hinterflügelgelenk frontal. Flügel in Ruhelage.



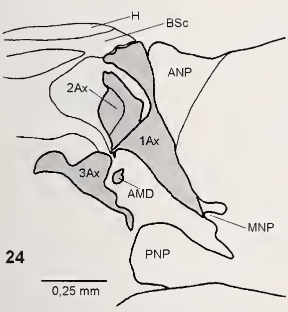
22

Abb.22: *Amara* sp. (Adephaga: Carabidae). Rechtes Hinterflügelgelenk von dorsal.



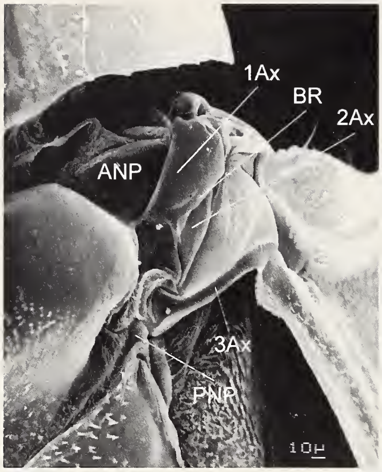
23

Abb.23: *Amara* sp. (Adephaga: Carabidae). Metathorax rechts, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

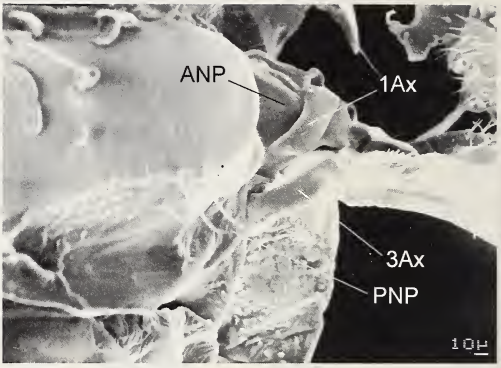


24

Abb.24: *Harpalus* sp. (Adephaga: Carabidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.

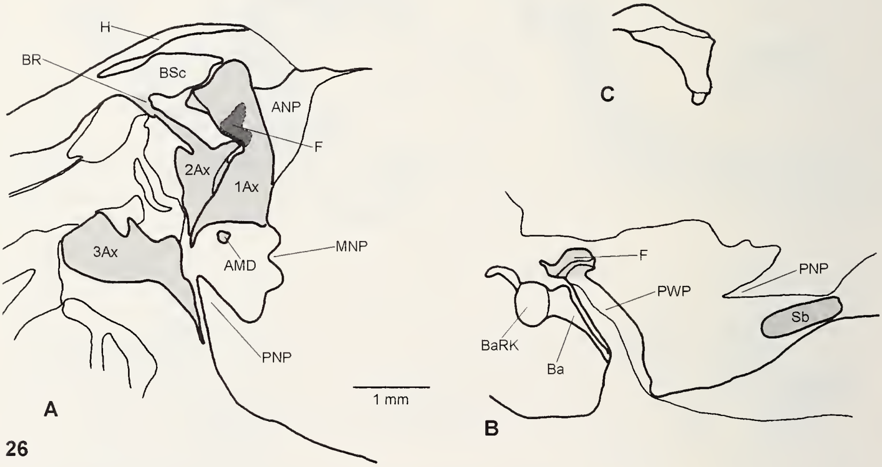


25 A



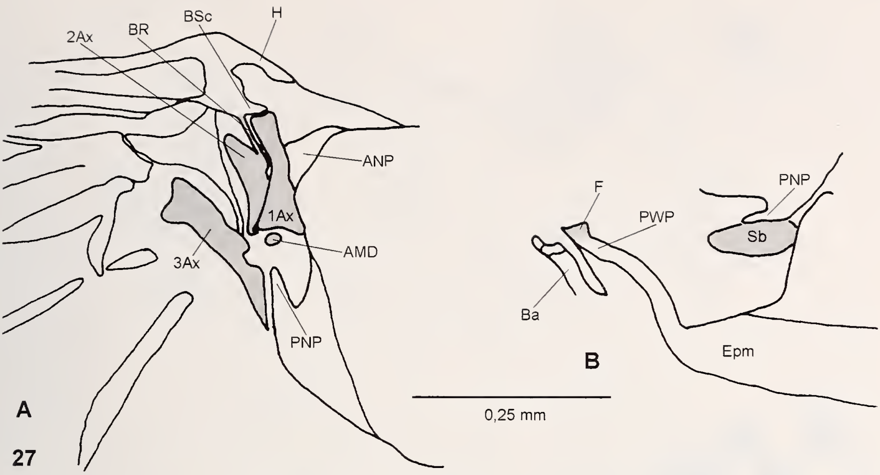
25 B

Abb.25A,B: Rechtes Hinterflügelgelenk von Vertretern der Myxophaga von dorsal. **A**: *Hydroscapha* sp. (Hydroscaphidae). **B**: *Microsporus* sp. (Microsporidae).



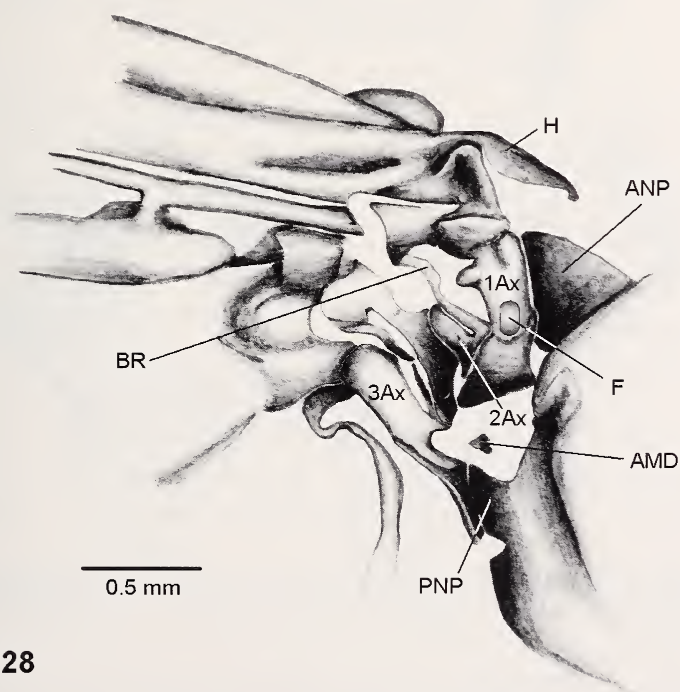
26

Abb.26A-C: *Hydrophilus piceus* (Polyphaga: Hydrophilidae). **A**: Linker Hinterflügel von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax frontal.



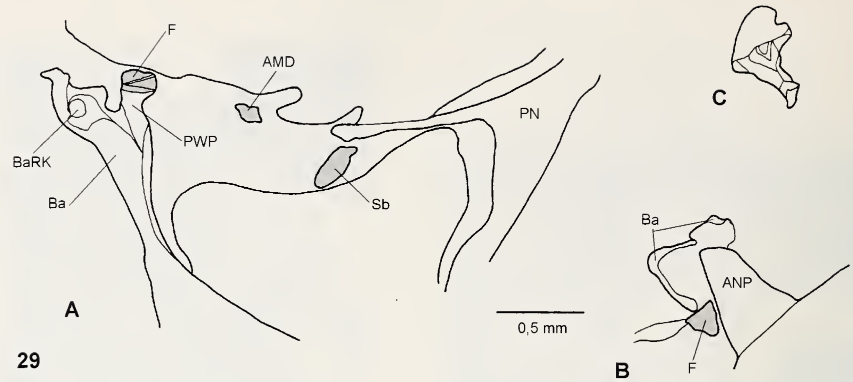
27

Abb.27A,B: *Helophorus* sp. (Polyphaga: Hydrophilidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



28

Abb.28: *Nicrophorus vespilloides* (Polyphaga: Silphidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



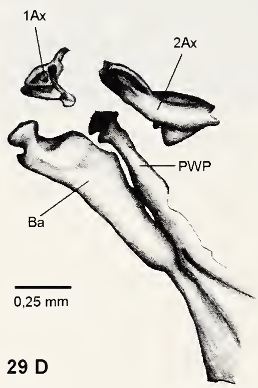


Abb.29A-D: *Nicrophorus vespilloides* (Polyphaga: Silphidae). **A**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **B**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax frontal. **D**: Ausschnitt des Metathorax links, von lateral. Flügel und 3Ax entfernt.

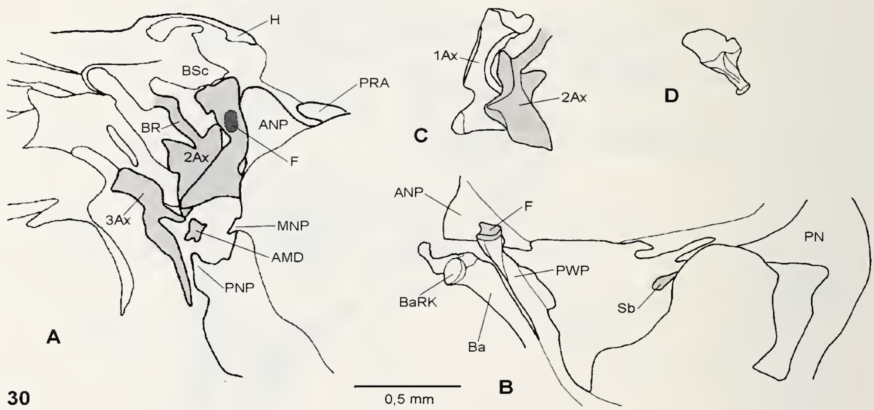


Abb.30A-D: *Oeceoptoma thoracica* (Polyphaga: Silphidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

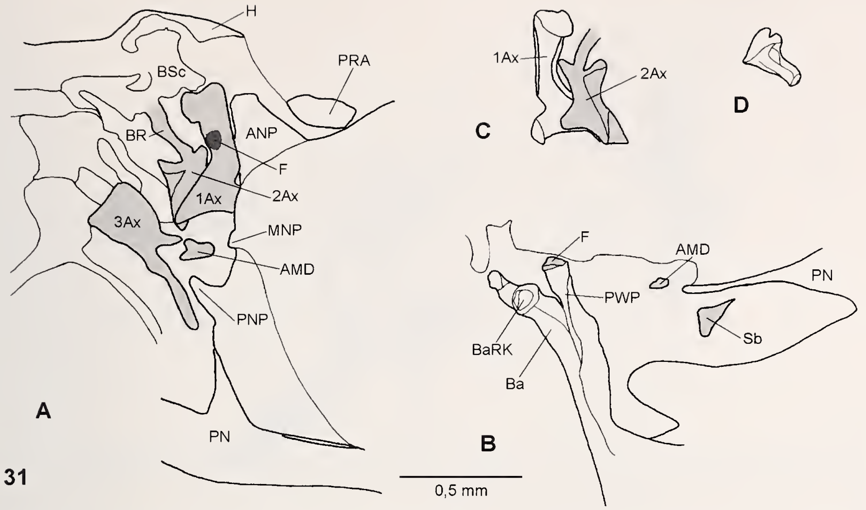


Abb.31A-D: *Blitophaga opaca* (Polyphaga: Silphidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

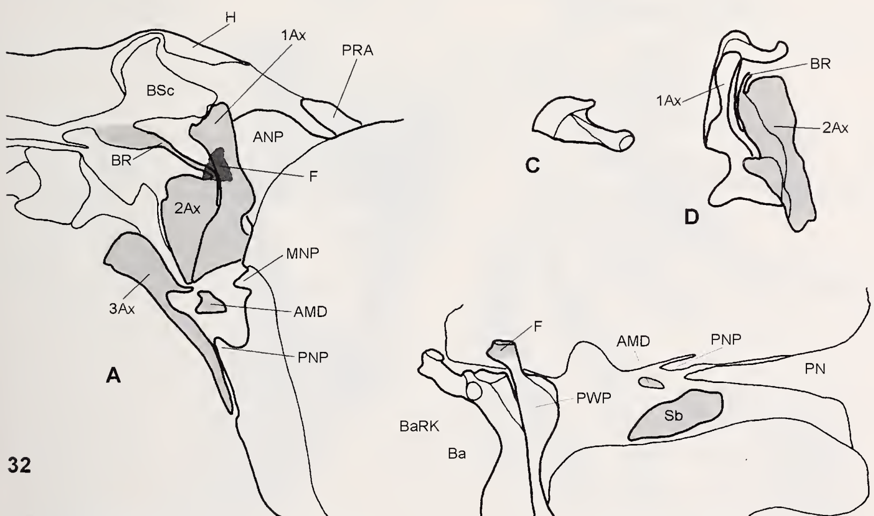


Abb.32A-D: *Quedius* sp. (Polyphaga: Staphylinidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax frontal. **D**: 1Ax und 2Ax von ventral.

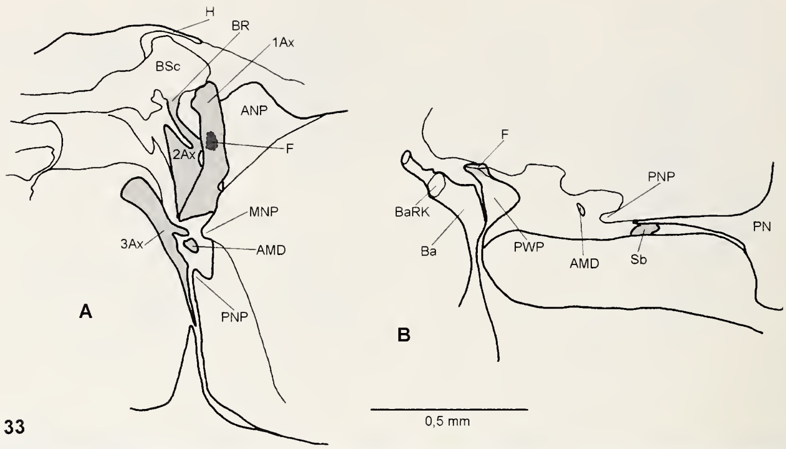


Abb.33A,B: *Ontholestes murinus* (Polyphaga: Staphylinidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

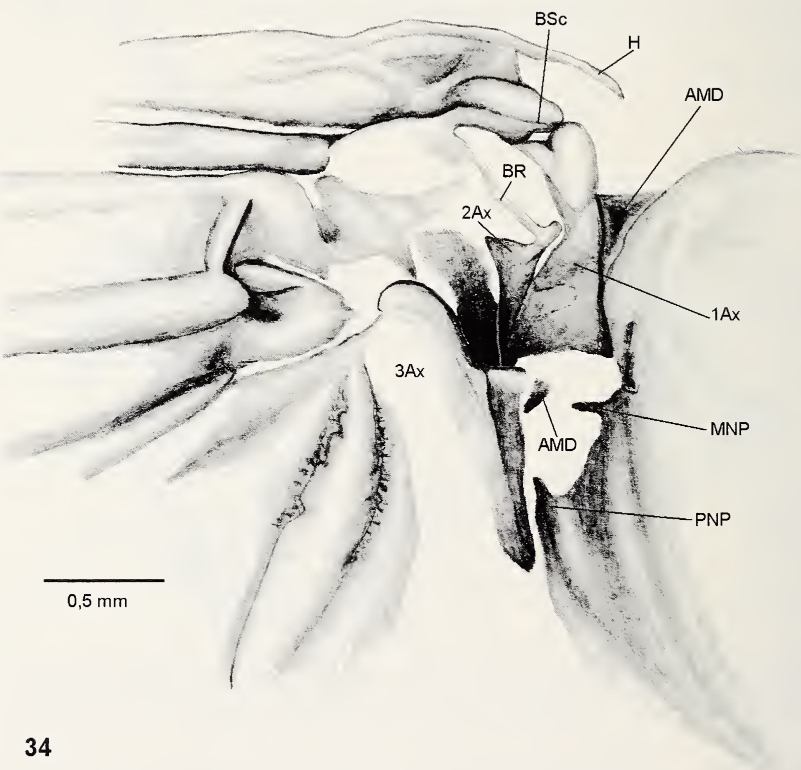
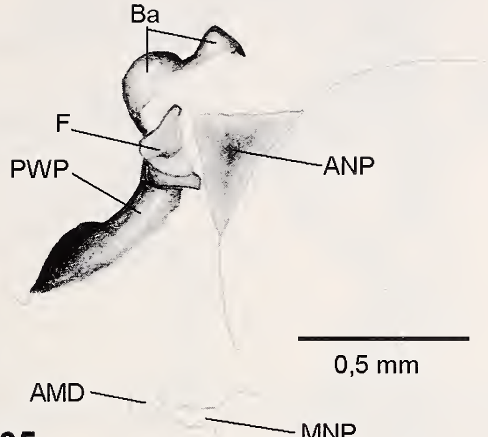
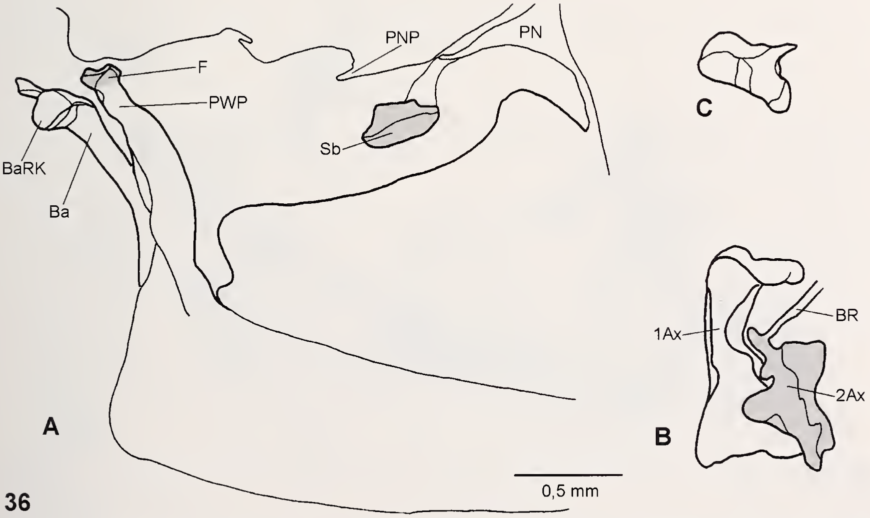


Abb.34: *Sinodendron cylindricum* (Polyphaga: Lucanidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



35

Abb.35: *Sinodendron cylindricum* (Polyphaga: Lucanidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



36

Abb.36A-C: *Sinodendron cylindricum* (Polyphaga: Lucanidae). **A**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **B**: 1Ax und 2Ax von ventral. **C**: 1Ax frontal.

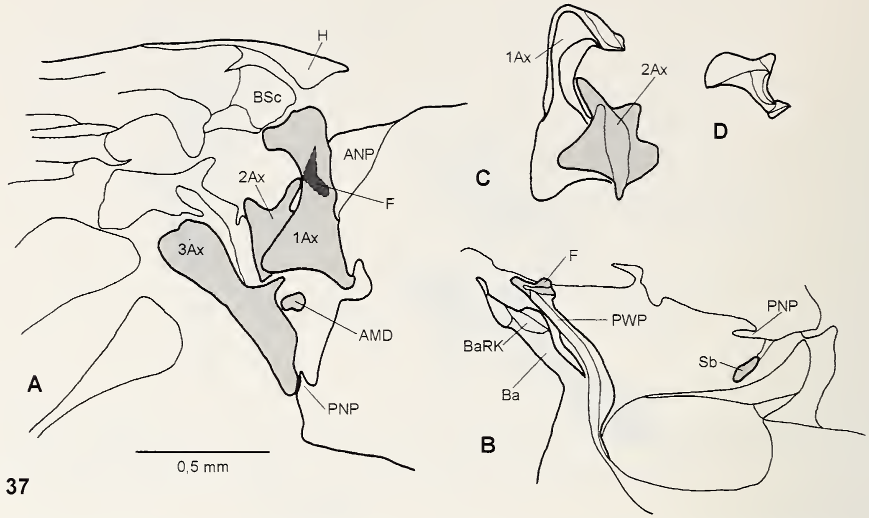


Abb.37A-D: *Phyllopertha horticola* (Polyphaga: Scarabaeidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

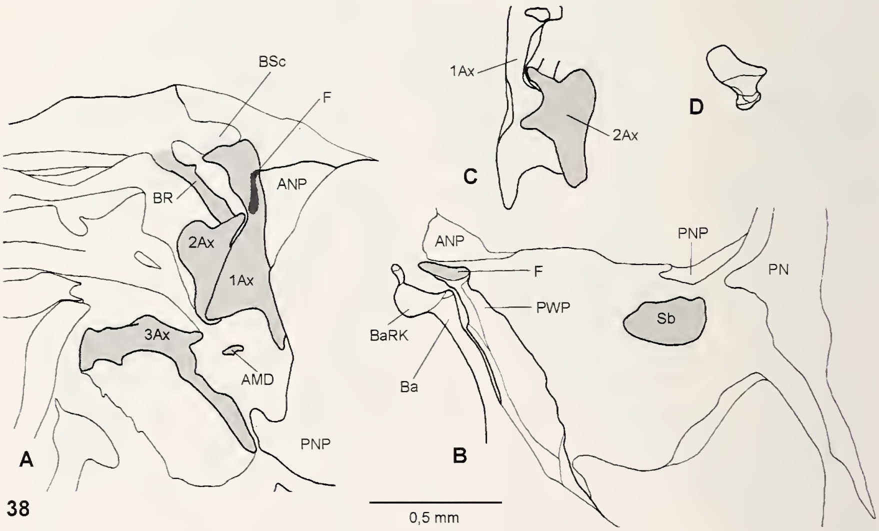
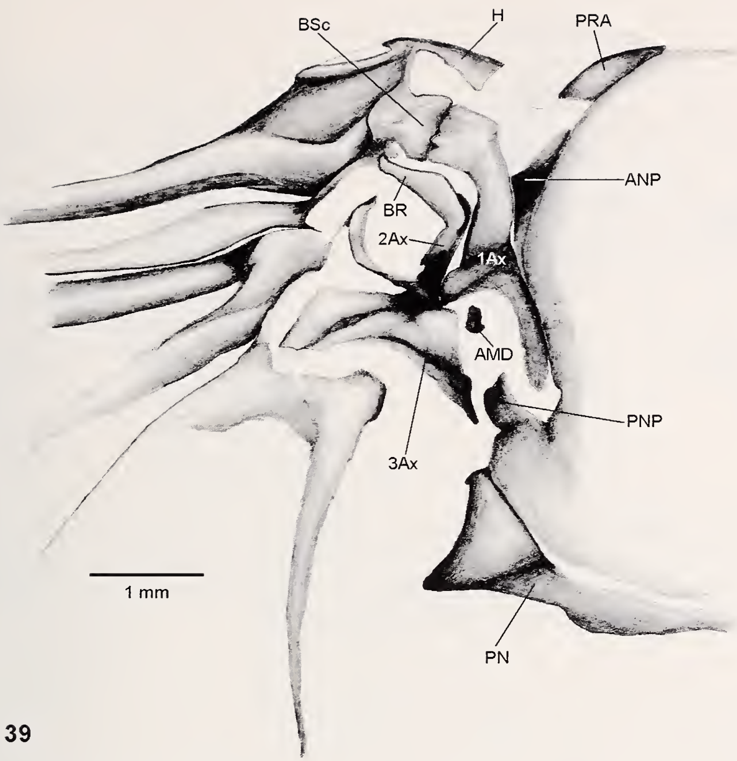
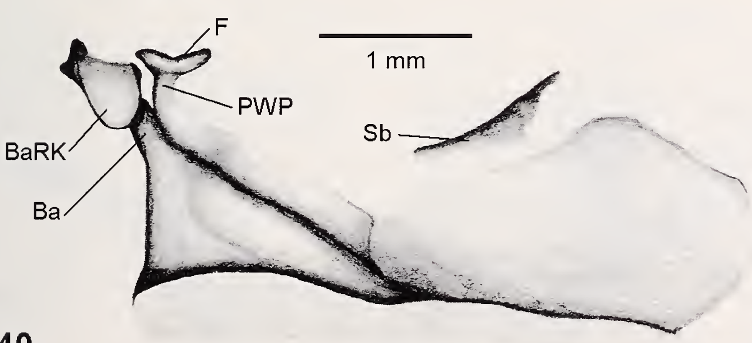


Abb.38A-D: *Byrrhus* sp. (Polyphaga: Byrrhidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.



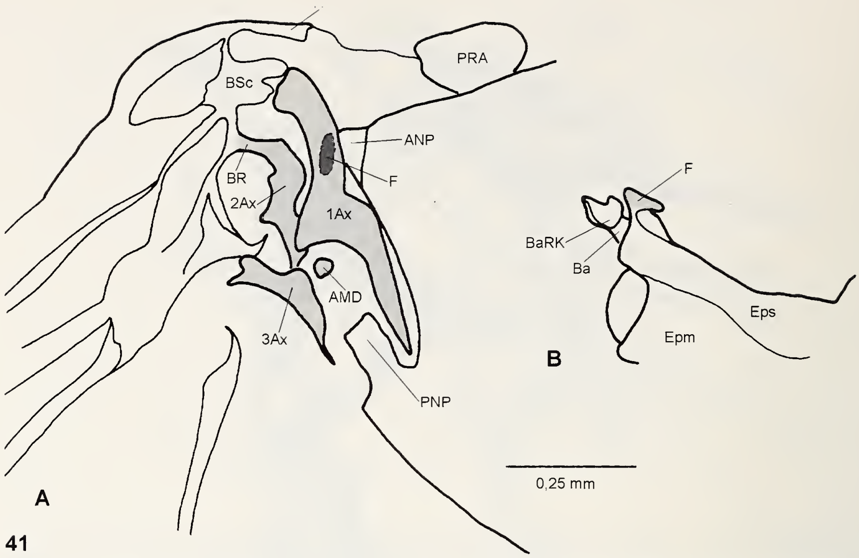
39

Abb.39: *Chalcophora mariana* (Polyphaga: Buprestidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



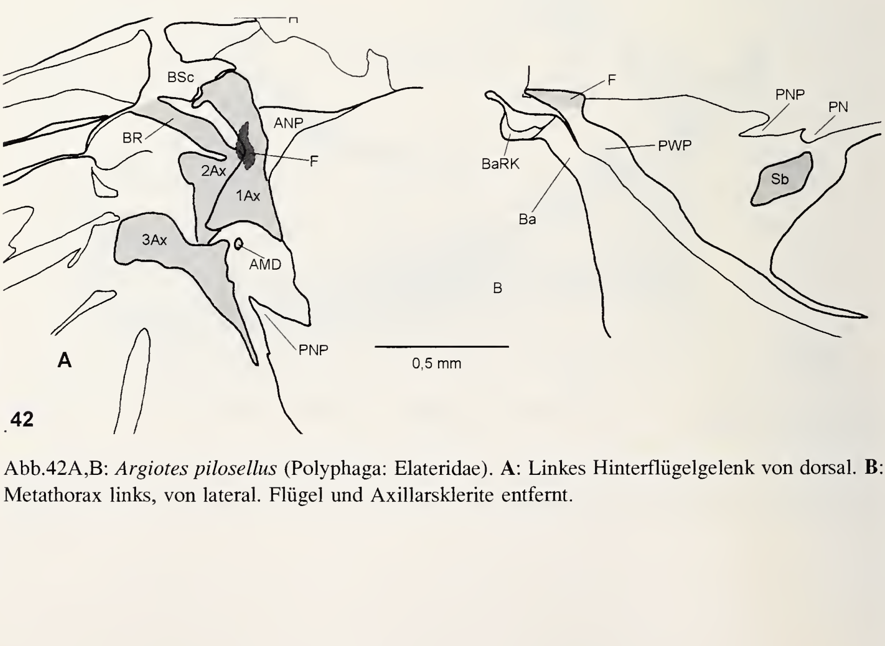
40

Abb.40: *Chalcophora mariana* (Polyphaga: Buprestidae). Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



41

Abb.41A,B: *Anthaxia* sp. (Polyphaga: Buprestidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



42

Abb.42A,B: *Argiotes pilosellus* (Polyphaga: Elateridae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

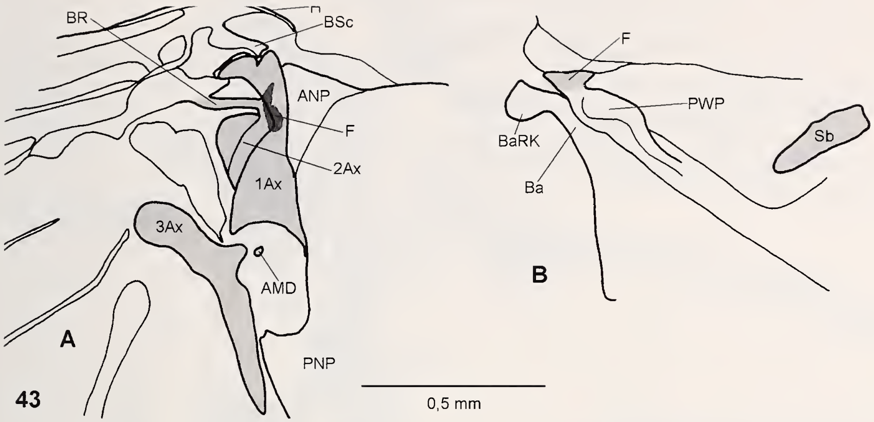


Abb.43A,B: *Denticollis linearis* (Polyphaga: Elateridae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

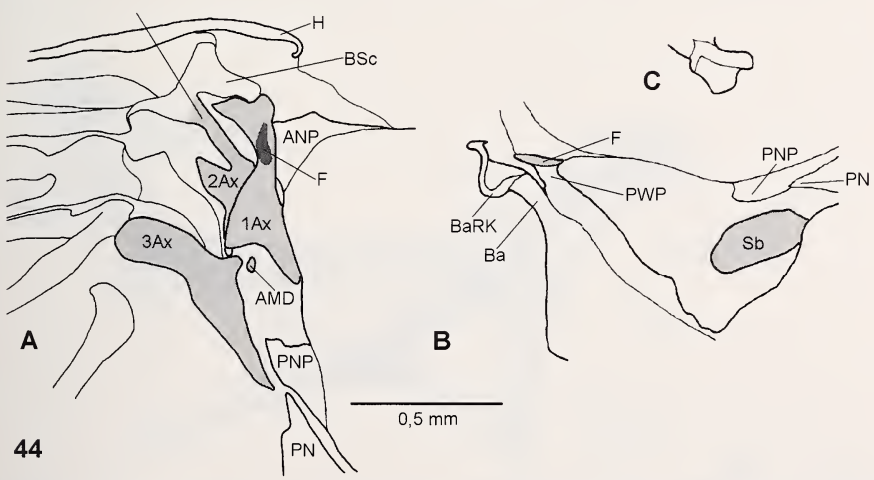
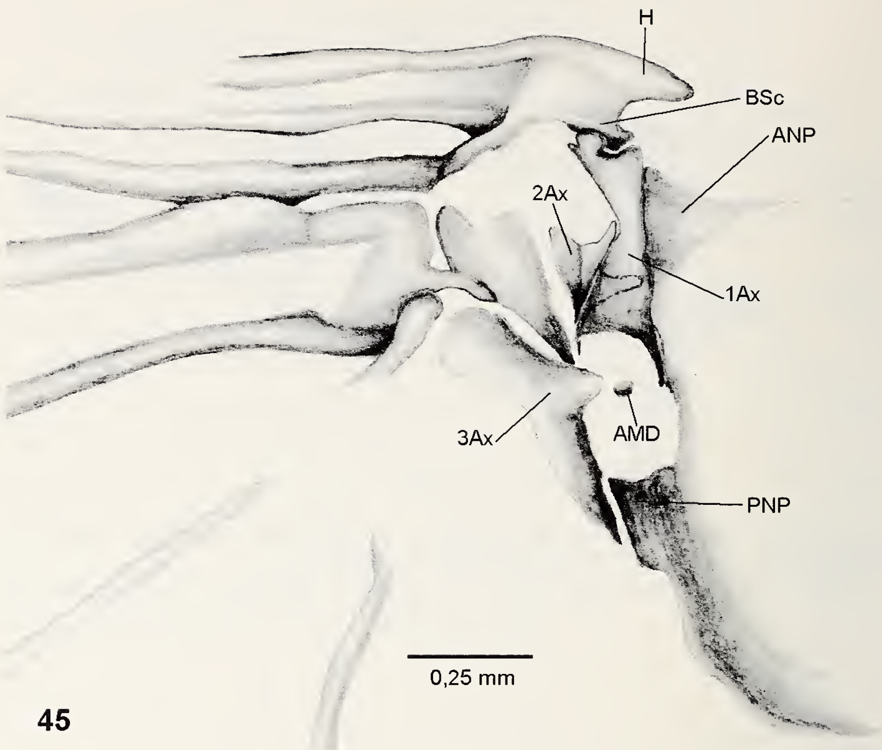
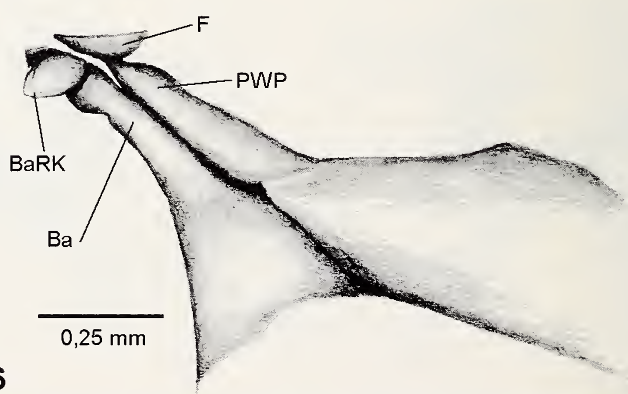


Abb.44A-C: *Hemicrepidius niger* (Polyphaga: Elateridae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax frontal.



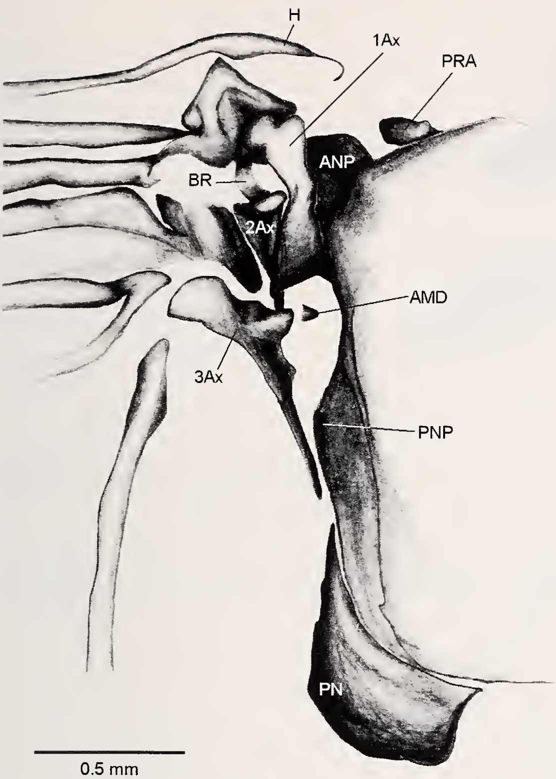
45

Abb.45: *Lamprohiza splendidula* (Polyphaga: Lampyridae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



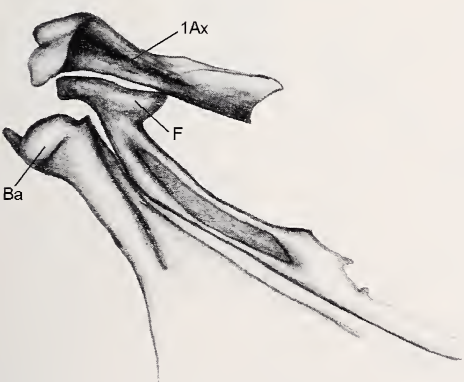
46

Abb.46: *Lamprohiza splendidula* (Polyphaga: Lampyridae). Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



47

Abb.47: *Cantharis nigricans* (Polyphaga: Cantharidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



48

Abb.48: *Cantharis nigricans* (Polyphaga: Cantharidae). Metathorax links, von lateral. Flügel, 2Ax und 3Ax entfernt.

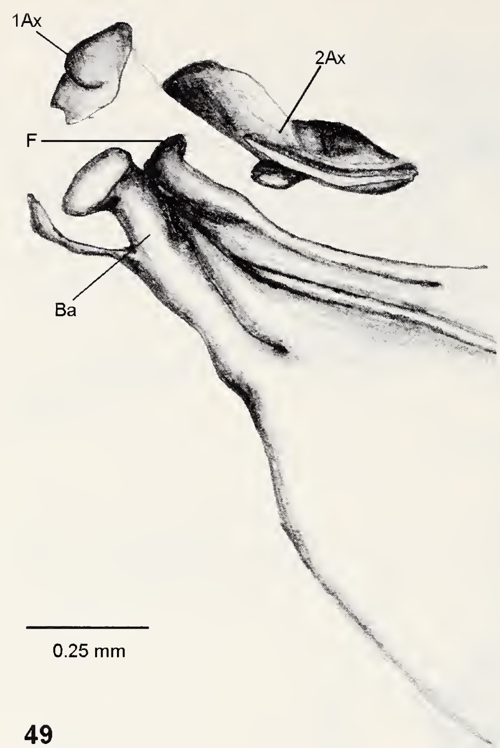


Abb.49: *Cantharis nigricans* (Polyphaga: Cantharidae). Metathorax links, von lateral. Flügel und 3Ax entfernt.

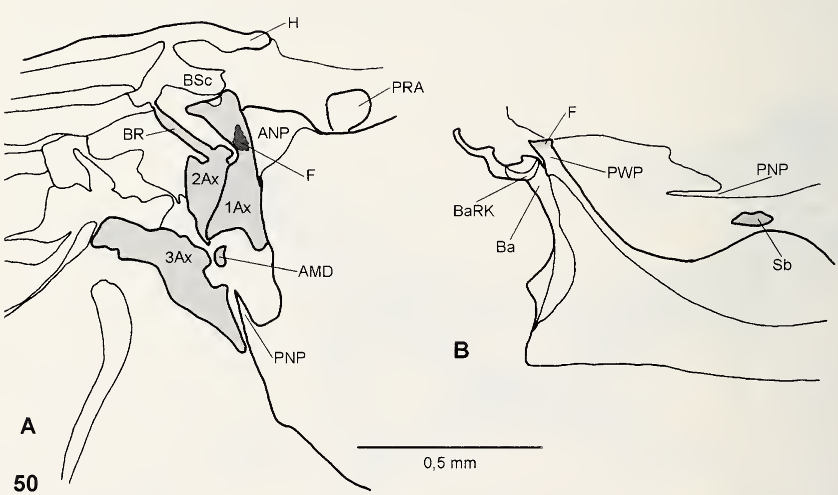


Abb.50A,B: *Dermestes lardarius* (Polyphaga: Dermestidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

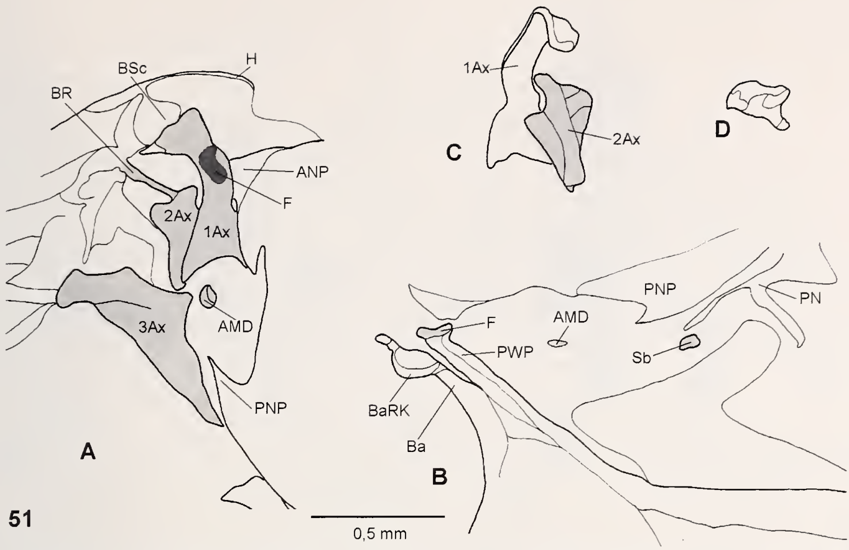


Abb.51A-D: *Trichodes* sp. (Polyphaga: Cleridae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

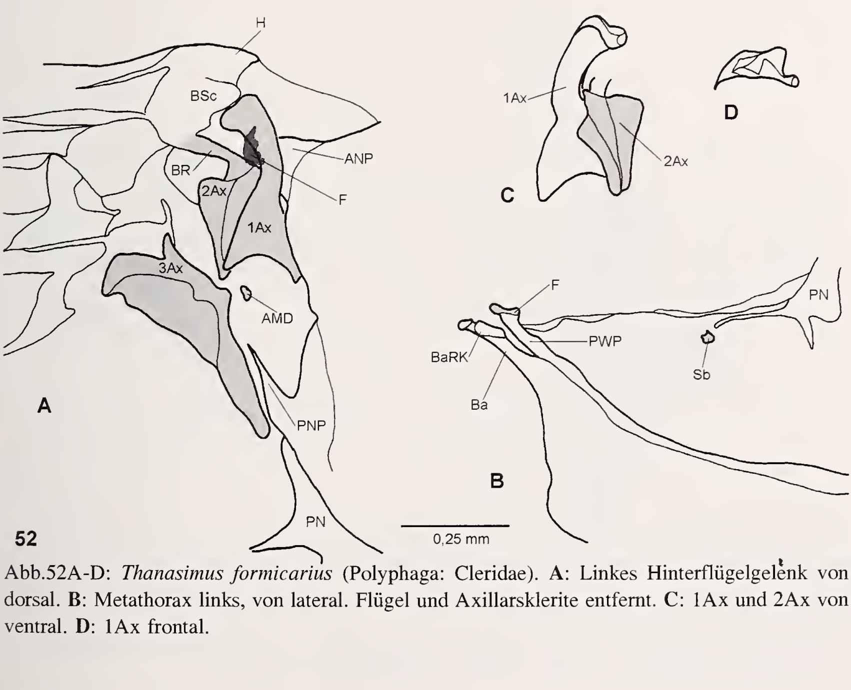


Abb.52A-D: *Thanasimus formicarius* (Polyphaga: Cleridae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

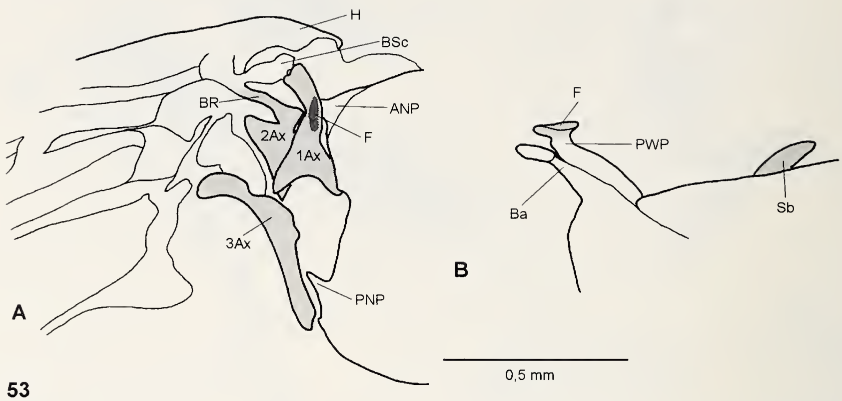


Abb.53A,B: *Malachius* sp. (Polyphaga: Melyridae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

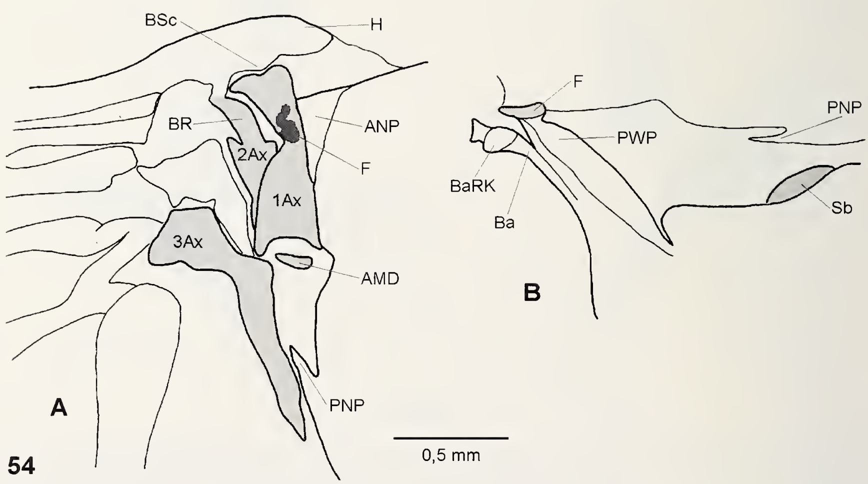


Abb.54A,B: *Hylecoetus dermestoides* (Polyphaga: Lymexylonidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

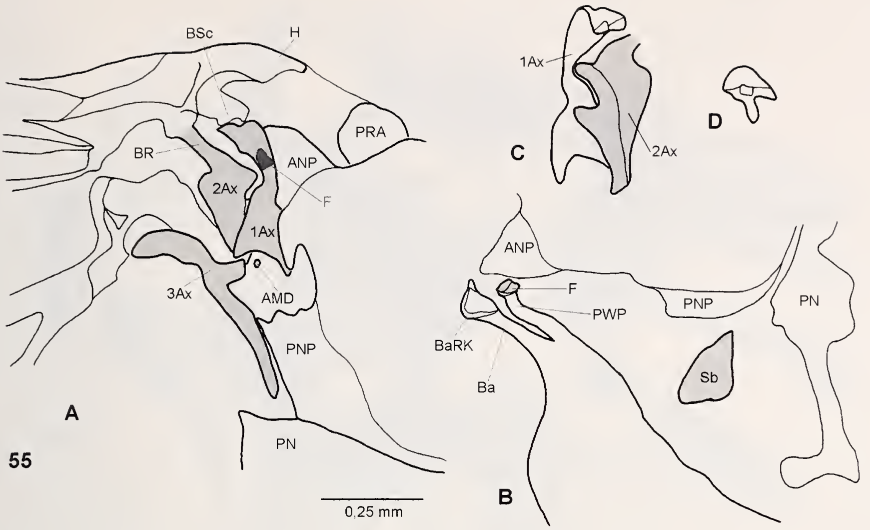


Abb.55A-D: *Calvia quatuordecimguttata* (Polyphaga: Coccinellidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

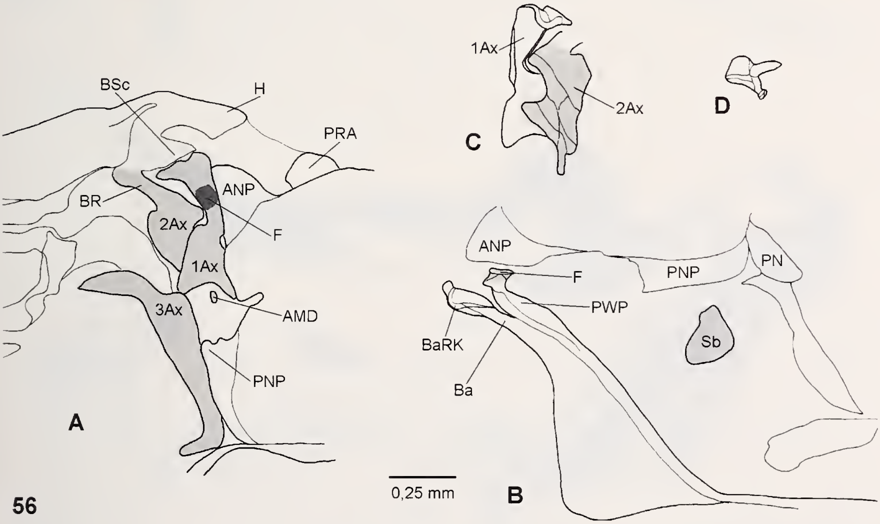
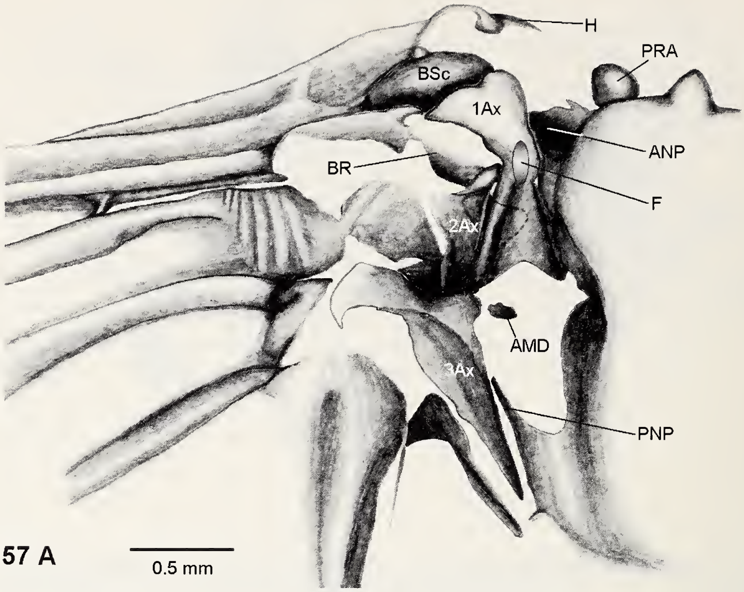
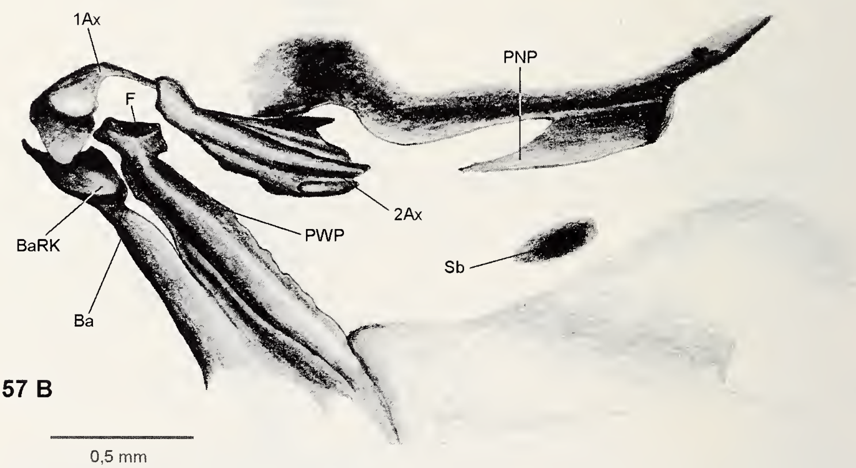


Abb.56A-D: *Coccinella septempunctata* (Polyphaga: Coccinellidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.



57 A



57 B

Abb.57A,B: *Lytta vesicatoria* (Polyphaga: Meloidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und 3Ax entfernt.

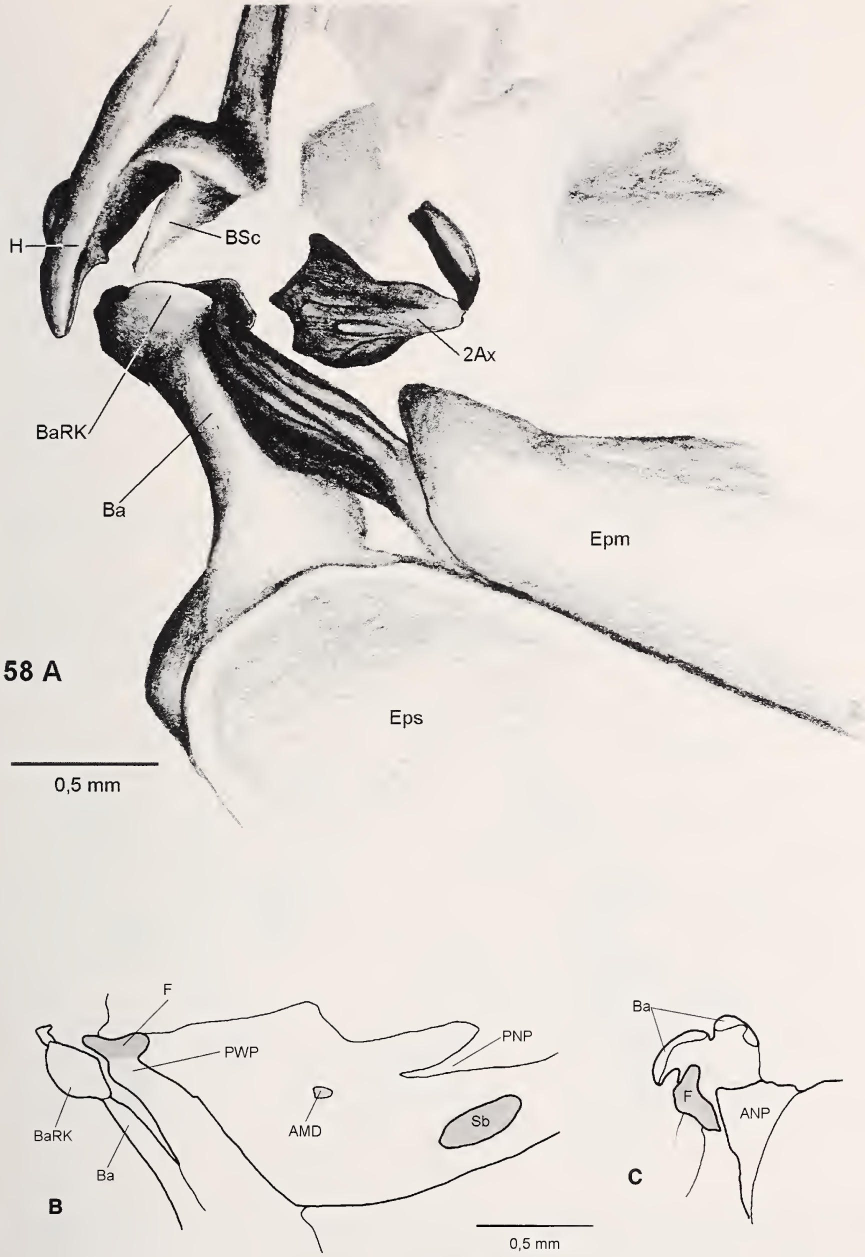


Abb.58A-C: *Lytta vesicatoria* (Polyphaga: Meloidae). **A**: Metathorax links, von latero-ventral. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

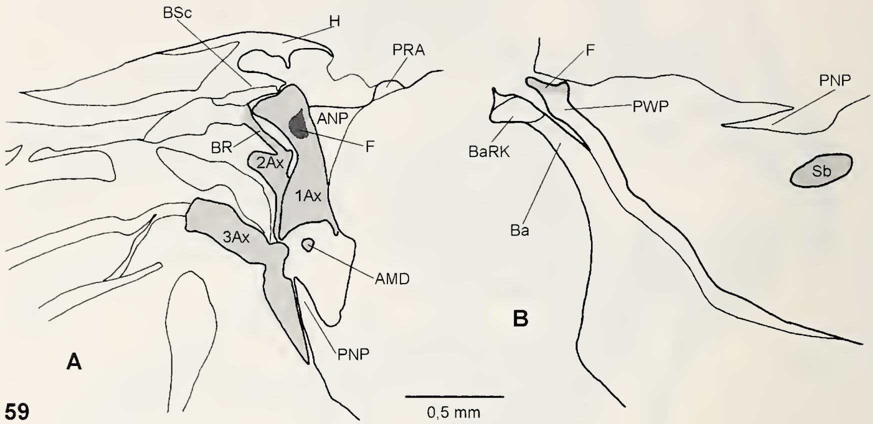


Abb.59A,B: *Tenebrio molitor* (Polyphaga: Tenebrionidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

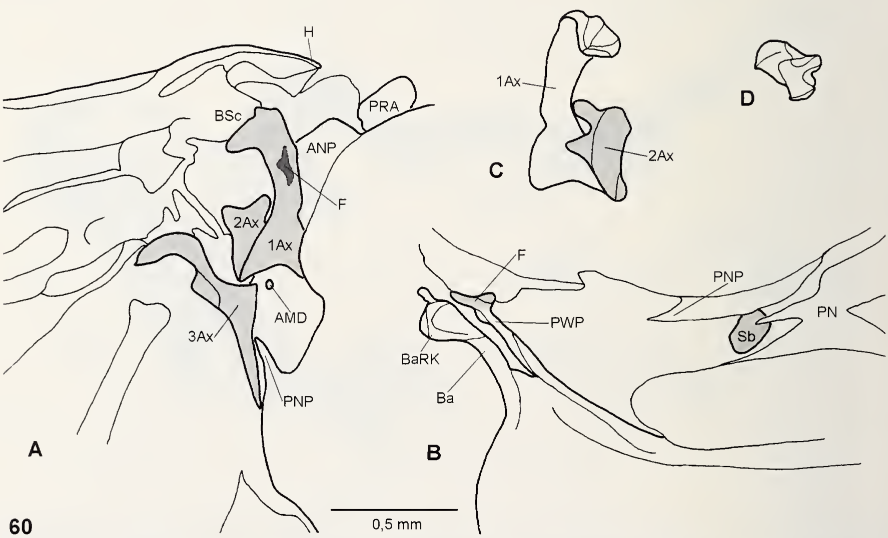


Abb.60A-D: *Clytus arietis* (Polyphaga: Cerambycidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

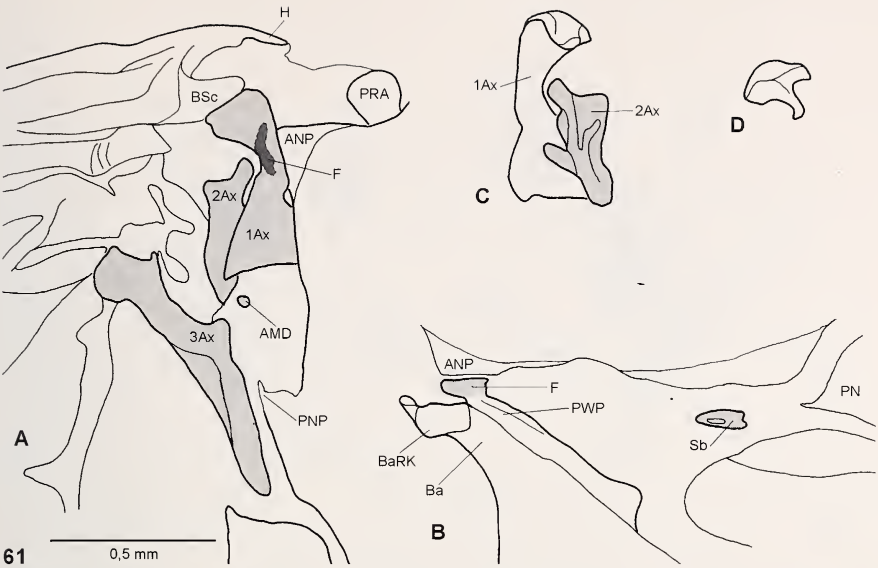


Abb.61A-D: *Agapanthia villosoviridescens* (Polyphaga: Cerambycidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

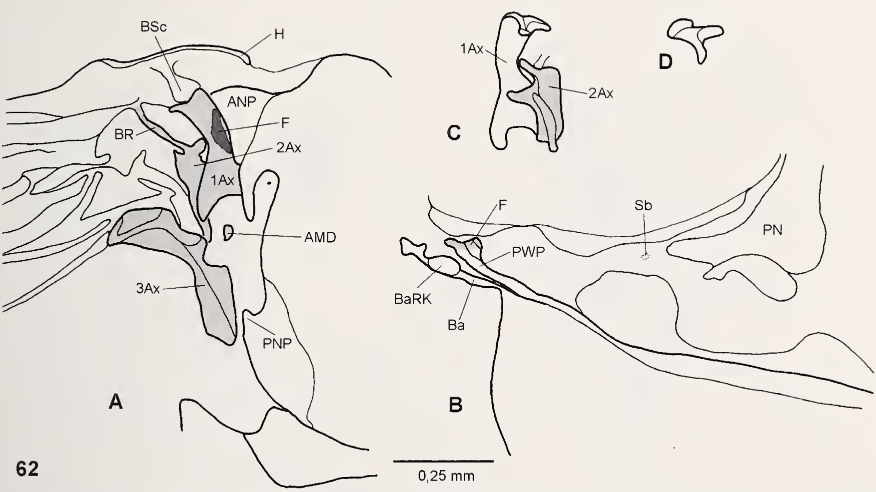


Abb.62A-D: *Crioceris asparagi* (Polyphaga: Chrysomelidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

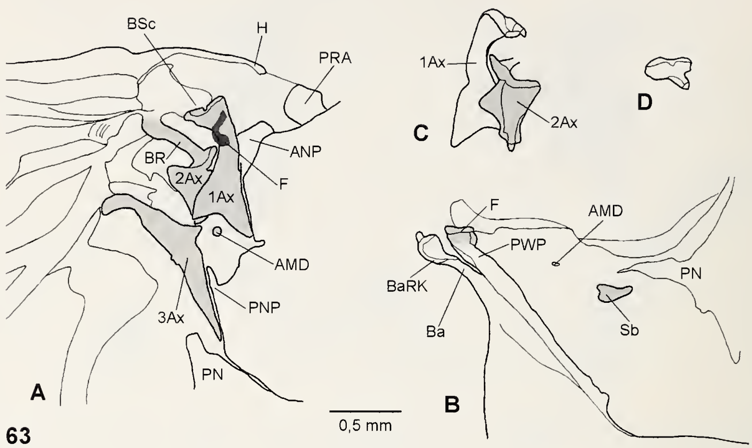


Abb.63A-D: *Chrysomela populi* (Polyphaga: Chrysomelidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

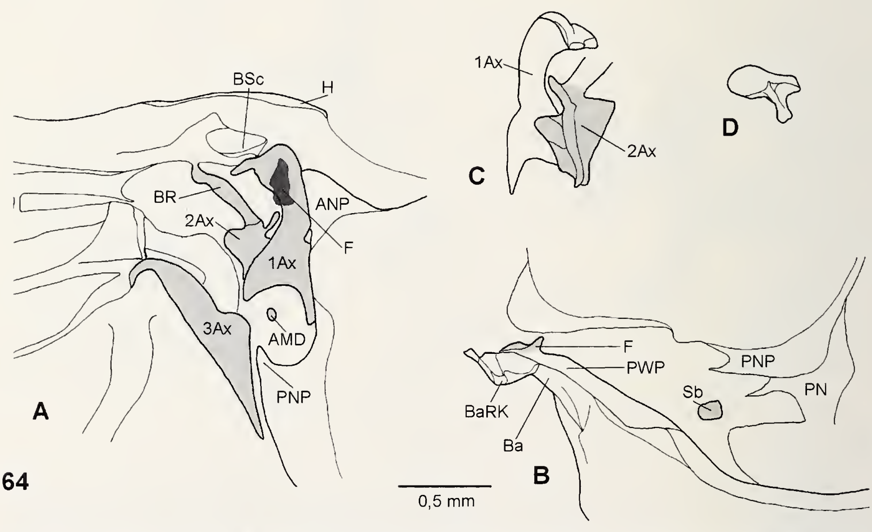


Abb.64A-D: *Leptinotarsa decimlineata* (Polyphaga: Chrysomelidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

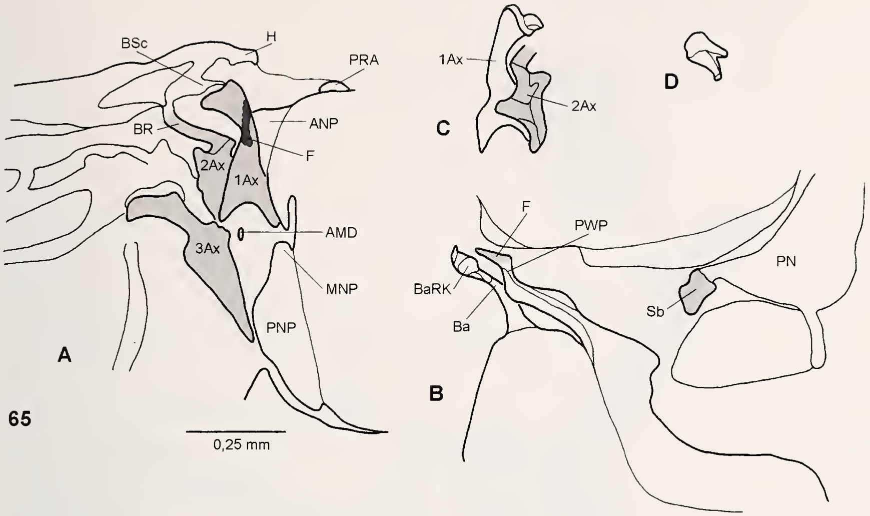


Abb.65A-D: *Cassida* sp. (Polyphaga: Chrysomelidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

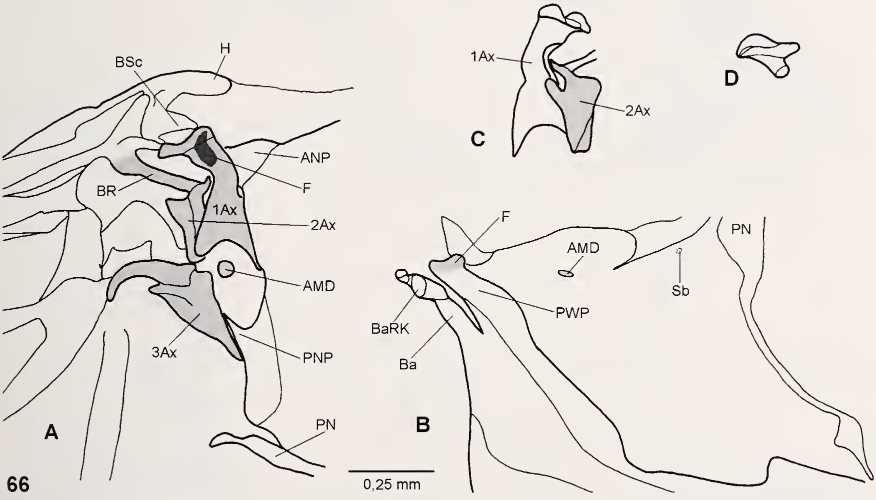


Abb.66A-D: *Phyllobius* sp.1 (Polyphaga: Curculionidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.

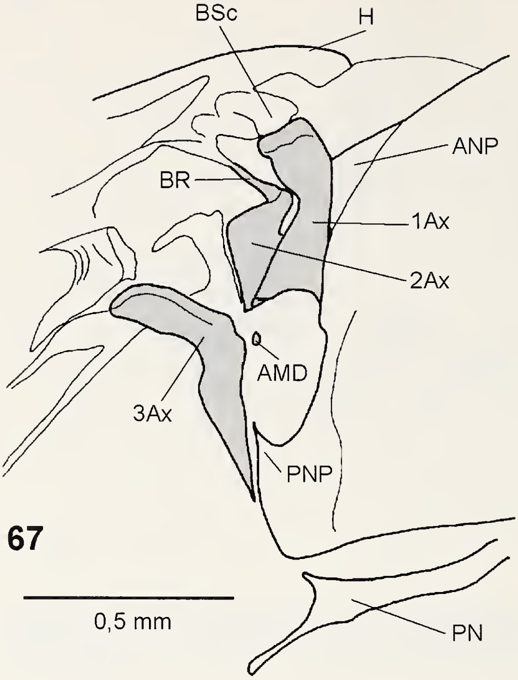


Abb.67: *Phyllobius* sp.2 (Polyphaga: Curculionidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.

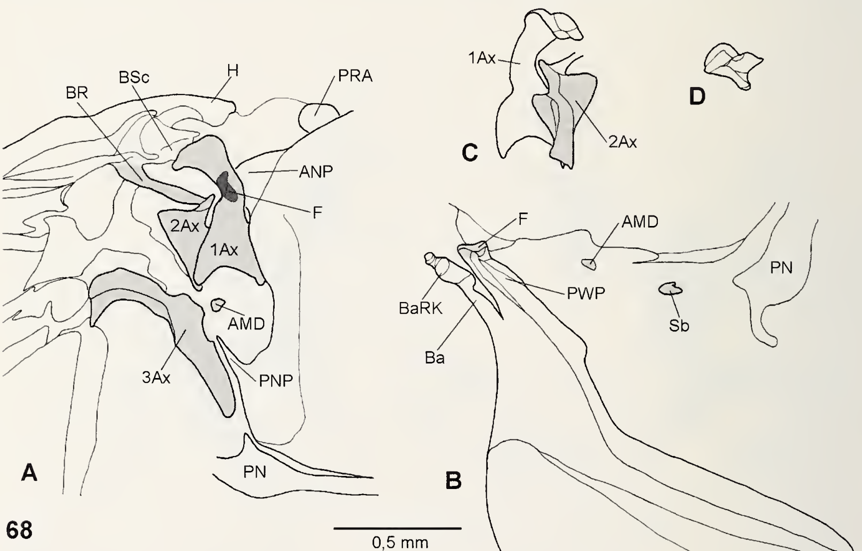
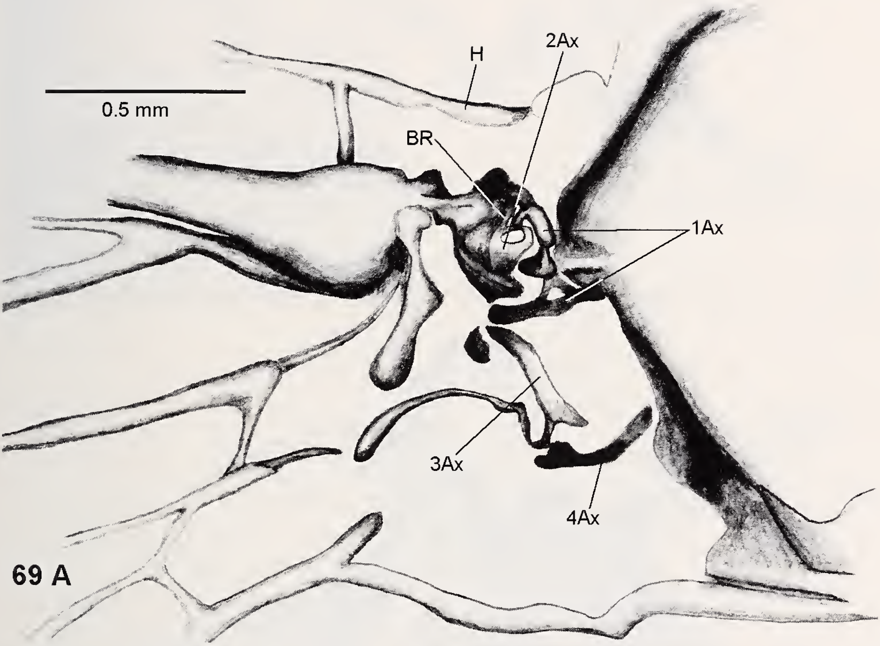
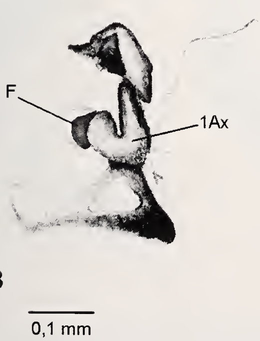


Abb.68A-D: *Chlorophanus* sp.1 (Polyphaga: Curculionidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt. **C**: 1Ax und 2Ax von ventral. **D**: 1Ax frontal.



69 A



69 B

Abb.69A,B: *Cueta beieri* (Planipennia: Myrmeleonidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: ANP, 1Ax und F von dorso-lateral.

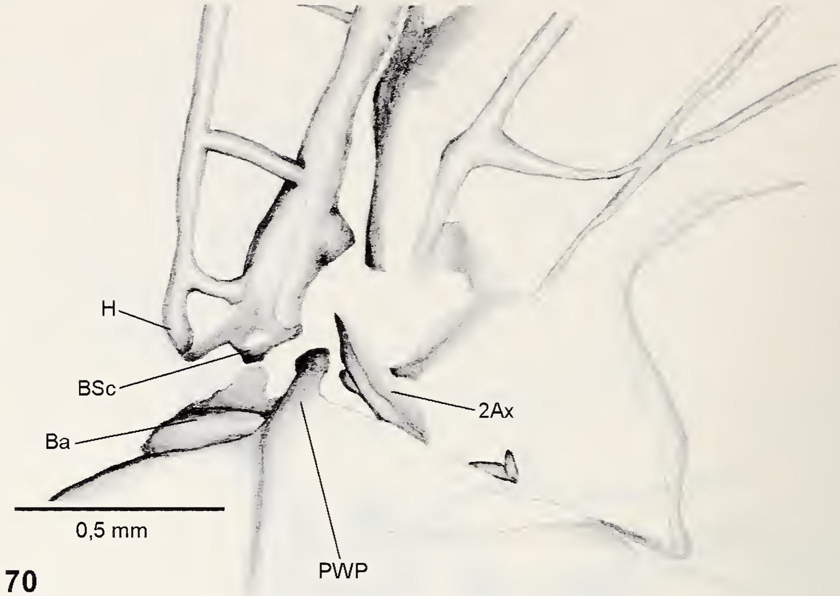


Abb.70: *Cueta beieri* (Planipennia: Myrmeleonidae). Metathorax links, von ventro-lateral.

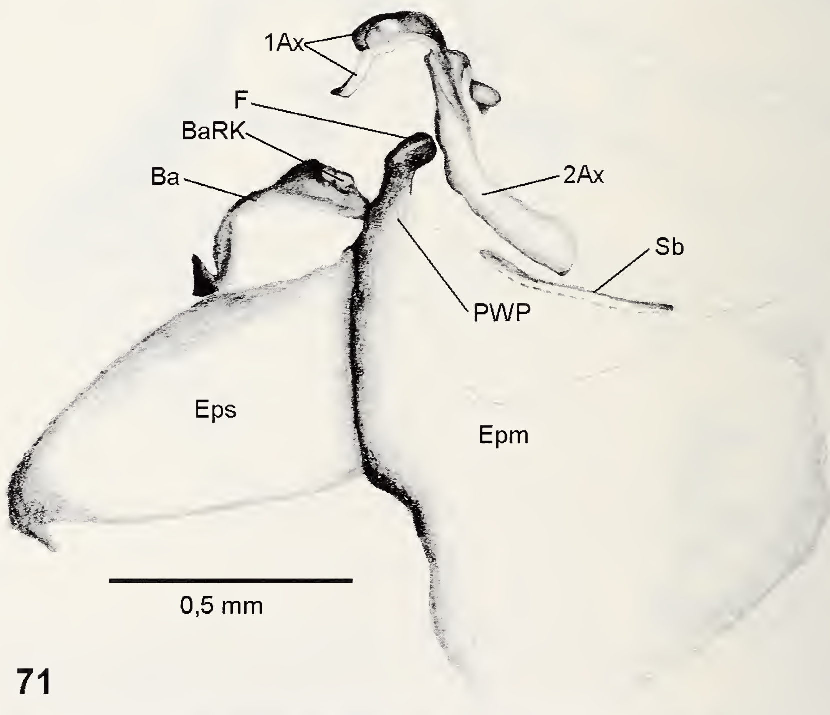
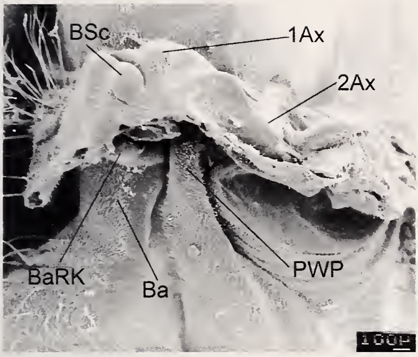
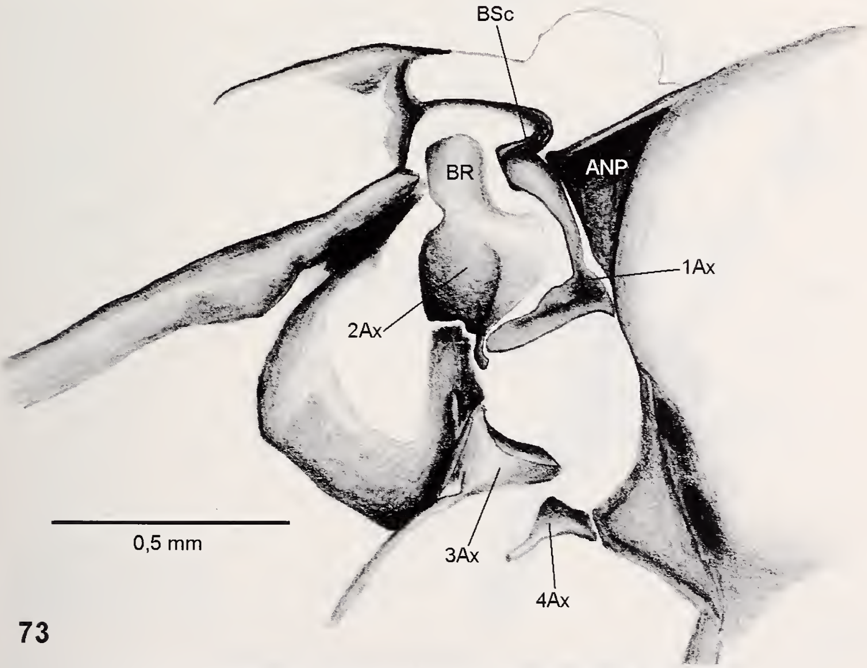


Abb.71: *Cueta beieri* (Planipennia: Myrmeleonidae). Metathorax links, von lateral. Flügel und 3Ax entfernt.



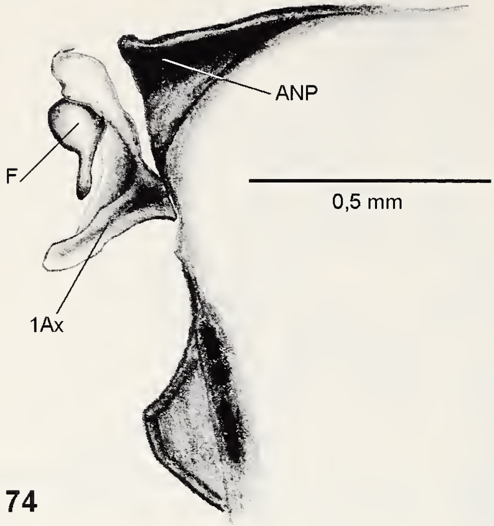
72

Abb.72: *Osmylus fluvicephalus* (Planipennia: Osmyliidae). Metathorax links, von lateral. Flügel und 3Ax entfernt.



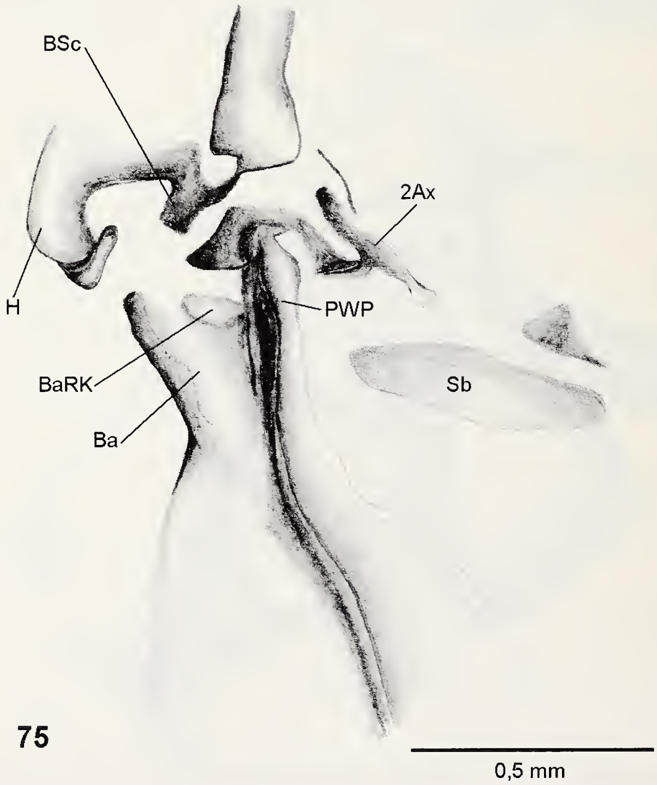
73

Abb.73: *Sialis lutaria* (Megaloptera: Sialidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



74

Abb.74: *Sialis lutaria* (Megaloptera: Sialidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. Flügel, 2Ax und 3Ax entfernt.



75

Abb.75: *Sialis lutaria* (Megaloptera: Sialidae). Metathorax links, von latero-ventral.

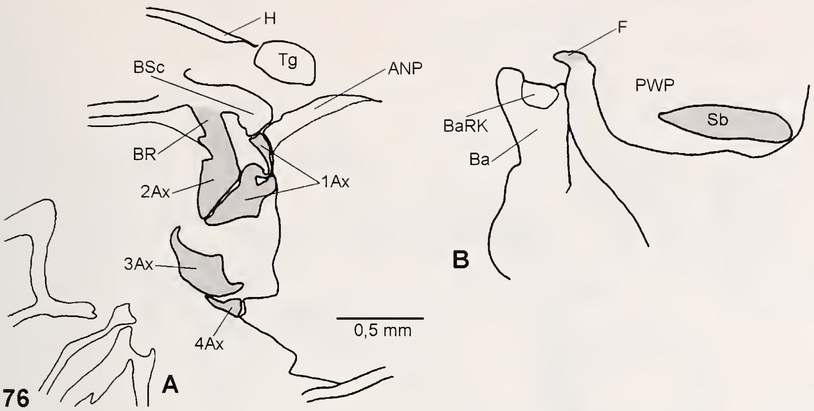


Abb.76A,B: *Chauliodes rastricornis* (Megaloptera: Corydalidae). **A**: Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal. **B**: Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

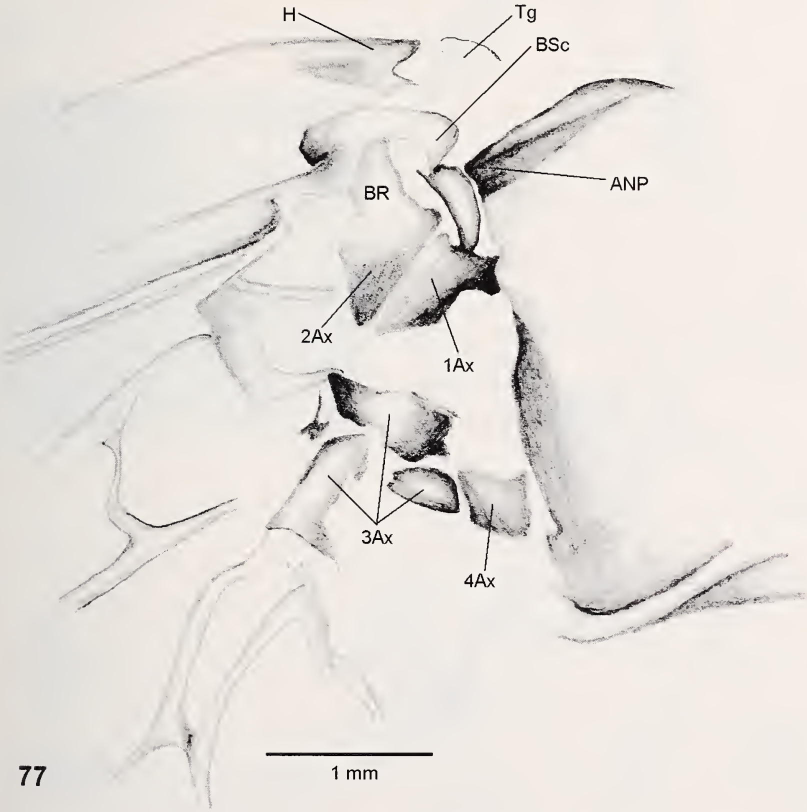


Abb.77: *Corydalus cornutus* (Megaloptera: Corydalidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.

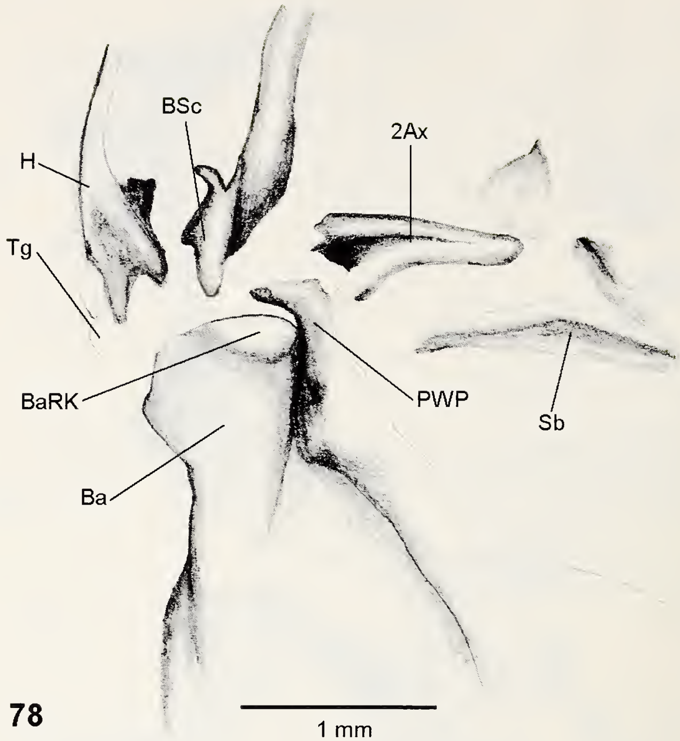


Abb.78: *Corydalus cornutus* (Megaloptera: Corydalidae). Metathorax links, von latero-ventral.

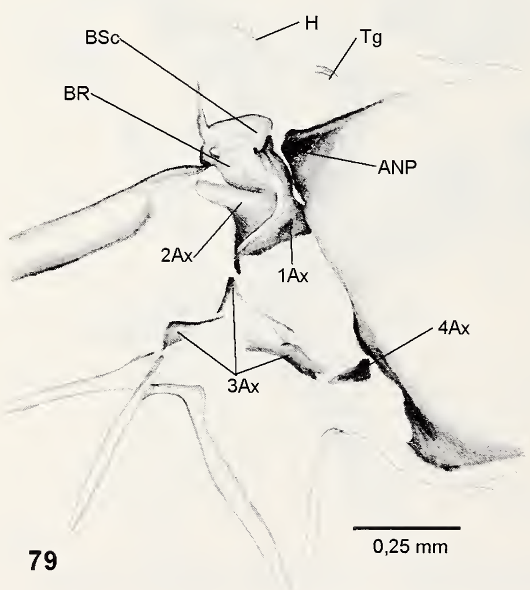
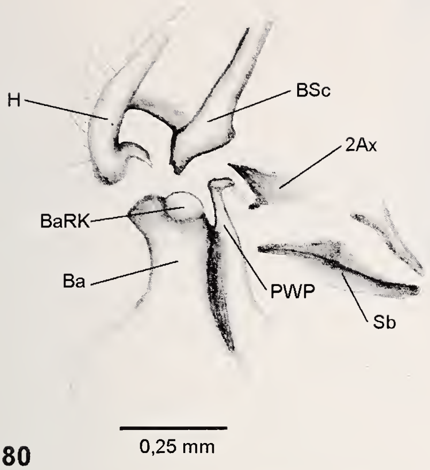
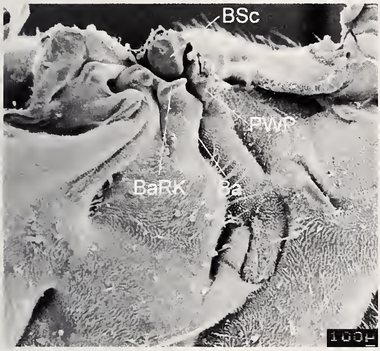


Abb.79: *Raphidia ophiopsis* (Raphidioptera: Raphidiidae). Linkes Hinterflügelgelenk von dorsal.



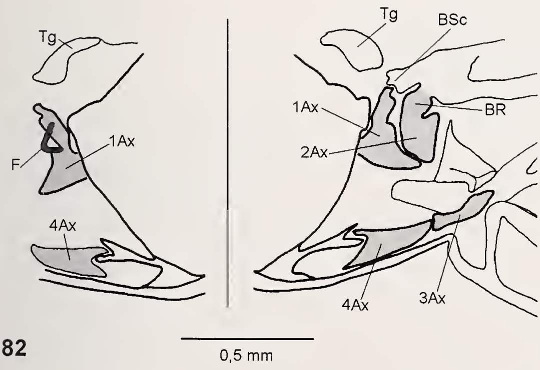
80

Abb.80: *Raphidia ophiopsis* (Raphidioptera: Raphidiidae). Metathorax links, von latero-ventral.



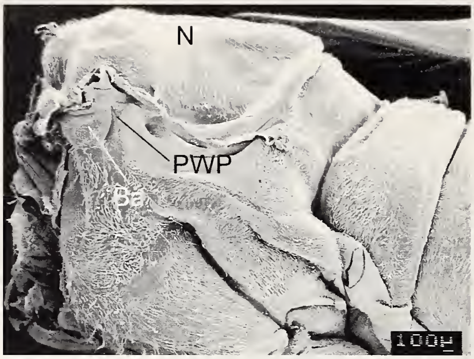
81

Abb.81: *Panorpa communis* (Mecoptera: Panorpidae). Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



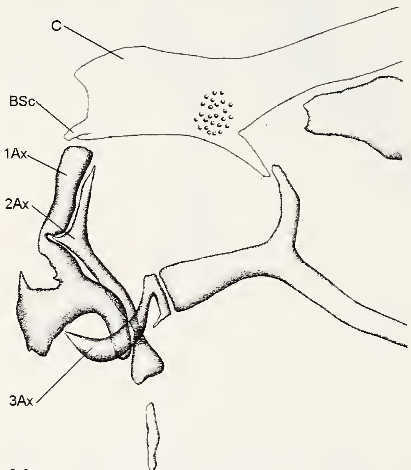
82

Abb.82: *Panorpa communis* (Mecoptera: Panorpidae). Mesothorax von dorsal. Links sind Flügel, 2Ax und 3Ax entfernt.



83

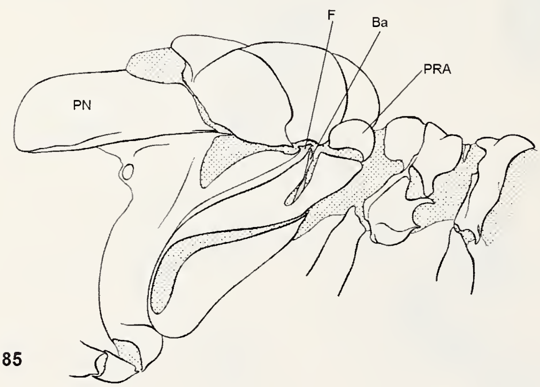
Abb. 83: Perlodidae: Gen. sp. (Plecoptera). Metathorax links, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.



84

Abb. 84: *Elenchus koebelei* (Strepsiptera: Elenchidae). Rechte Flügelbasis von dorsal.

Nach Kinzelbach (1971: Abb. 69).



85

Abb. 85: *Elenchus koebelei* (Strepsiptera: Elenchidae). Thorax rechts, von lateral. Flügel und Axillarsklerite entfernt.

Nach Kinzelbach (1971: Abb. 40).

Anschrift des Verfassers:
Dr. Thomas Hörnschemeyer
Institut für Zoologie und Anthropologie
Abt. Morphologie und Systematik
Berliner Str. 28
37073 Göttingen
Deutschland/Germany

In der Serie BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN sind erschienen:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). 1971, 190 S., DM 48,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 40,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltiere von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 106,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 38,—
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus)* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 46,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 46,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 54,—
9. Raths, P, & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 23,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 36,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen *(Regulus regulus, R. ignicapillus)* und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 38,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 48,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 38,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes *(Strix uralensis)* mit Vergleichen zum Waldkauz *(Strix aluco)*. 1980, 66 S., DM 17,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria, Lacertidae). 1982, 167 S., DM 42,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 20,—
18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 20,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 60,—
20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East — the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S., DM 23,—
21. Kumerloeve, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S., DM 33,—
22. Klaver, C., & W. Böhme: Phylogeny and Classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with Special Reference to Hemipenis Morphology. 1986, 64 S., DM 16,—
23. Bublitz, J.: Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898 — unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S., DM 24,—

24. Arratia, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S., DM 30,—
25. Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. 1987, 322 S., DM 81,—
26. Löhrl, H.: Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sittidae) — eine vergleichende Zusammenstellung. 1988, 208 S., DM 52,—
27. Böhme, W.: Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. 1988, 175 S., DM 44,—
28. Lang, M.: Phylogenetic and biogeographic patterns of Basiliscine Iguanians (Reptilia: Squamata: "Iguanidae"). 1989, 172 S., 43,—
29. Hoi-Leitner, M.: Zur Veränderung der Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes im Verlauf der letzten drei Jahrzehnte. 1989, 104 S., DM 26,—
30. Bauer, A.M.: Phylogenetic systematics and Biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). 1990, 220 S., DM 55,—
31. Fiedler, K.: Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionidea). 1991, 210 S., DM 53,—
32. Arratia, G.: Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. 1992, 148 S., DM 37,—
33. Kotrba, M.: Das Reproduktionssystem von *Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera) unter besonderer Berücksichtigung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane. 1993, 115 S., DM 32,—
34. Blaschke-Berthold, U.: Anatomie und Phylogenie der Bibionomorpha (Insecta: Diptera). 1993, 206 S., DM 52,—
35. Hallermann, J.: Zur Morphologie der Ethmoidalregion der Iguania (Squamata) — eine vergleichend-anatomische Untersuchung. 1994, 133 S., DM 33,—
36. Arratia, G., & L. Huaquin: Morphology of the lateral line system and of the skin of Diplomystid and certain primitive Loricarioid Catfishes and systematic and ecological considerations. 1995, 110 S., DM 28,—
37. Hille, A.: Enzymelektrophoretische Untersuchung zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation im *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplex (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). 1995, 224 S., DM 56,—
38. Martens, J., & S. Eck: Towards an Ornithology of the Himalayas: Systematics, ecology and vocalisations of Nepal birds. 1995, 448 S., 3 Farbtafeln, DM 112,—
39. Chen, X.: Morphology, phylogeny, biogeography and systematics of *Phoxinus* (Pisces: Cyprinidae). 1996, 227 S., DM 57,—
40. Browne, D.J., & C.H. Scholtz: The morphology of the hind wing articulation and wing base of the Scarabaeoidea (Coleoptera) with some phylogenetic implications. 1996, 200 S., DM 50,—
41. Bininda-Emonds, O.R.P., & A.P. Russell: A morphological perspective on the phylogenetic relationships of the extant phocid seals (Mammalia: Carnivora: Phocidae). 1996, 256 S., DM 64,—
42. Klass, K.-D.: The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. 1997, 341 S., DM 85,—
43. Hörnschemeyer, T.: Morphologie und Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida. 1998, 126 S., DM 32,—